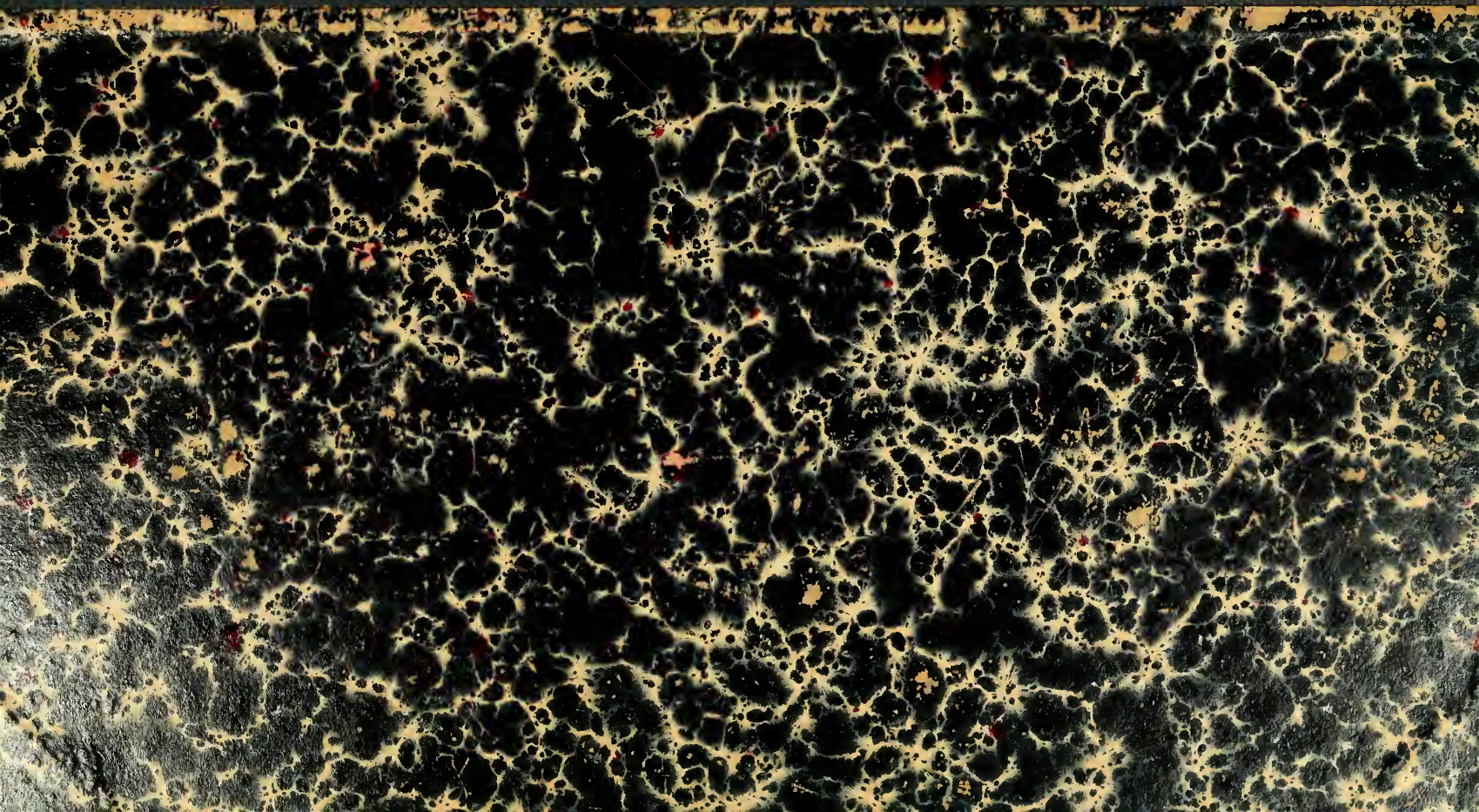


MBL/WHOI
0 0301 0015957 0

VERGLEICHENDE
ENTWICKLUNGSGESCHICHTE
DER
GESCHLECHTSINDIVIDUEN
DER
HYDROPOLYPEN

VON

A. GOETTE

MIT 18 TAFELN

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1907

Inhaltsverzeichnis.

I. Beschreibender Teil.

Athecata.

		Seite
1.	*Podocoryne carnea*	5
	A. Die Entwicklung der Medusen	6
	B. Die Entstehung und Wanderung der Eizellen	20
	C. Die Entstehung der Hoden	33
2.	*Syncoryne sarsi*	35
3.	*Bougainvillea fruticosa*	39
4.	*Dendroclava dohrni*	42
5.	*Perigonimus repens* (?)	45
6.	*Pennaria cavolinii*	46
7.	*Tubularia mesembryanthemum*	51
8.	*Corydendrium parasiticum*	58
9.	*Eudendrium racemosum* und *E. rameum*	62
10.	*Dicoryne conferta*	66
11.	*Hydractinia echinata*	69
12.	*Clava multicornis*	78
13.	*Coryne pusilla*	90
14.	*Cordylophora lacustris*	96

Thecaphora.

15.	*Sertularia argentea*	111
16.	*Diphasia fallax* und *D. rosacea*	128
17.	*Sertularella polyzonias*	135
18.	*Plumularia echinulata*	144
19.	- *frutescens*	150
20.	- *setacea*	151
	Aglaophenia	157
21.	- *myriophyllum*	158
22.	- *helleri*	164
23.	- *pluma*	165

Seite
24. *Antennularia ramosa* 166
Überblick über die Entwicklung der Gonangien der Sertulariden und Plumulariden 170
25. *Halecium tenellum* var. *mediterranea* 171
26. *Campanularia verticillata* 179
27. - *hincksi* 189
28. - *calcyculata* 193
29. - *flexuosa* 204
30. *Gonothyraea loveni* 210
31. *Obelia geniculata, O. dichotoma* und *O. longissima* 229
32. *Clytia johnstoni* 245

II. Vergleichender Teil.

1. Die bisher gültige Auffassung über den phyletischen Zusammenhang der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen 249
A. Der Ursprung der sessilen Keimträger 250
B. Der Ursprung der Hydromedusen 260
2. Ergebnisse der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen 263
Die Hydromedusen 263
Die sessilen Keimträger der Thecaphora 267
Die sessilen Keimträger der Athecata 278
Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Athecata und der Thecaphora 283
3. Die Hypothese von der Keimstätte-Verschiebung 292
Literatur-Verzeichnis 308
Erklärung der Abbildungen 311
Sachregister 331

I. Beschreibender Teil.

Die erste genauere Darstellung von der Entwicklung der an Hydropolypen knospenden Medusen stammt bekanntlich von L. Agassiz (Nr. 1)[1] und betrifft vor allem *Syncoryne* (*Coryne* Ag.) *mirabilis* (a. a. O. S. 190). Dort zeigt sich die jüngste Medusenknospe als eine kleine einfache Ausstülpung beider Körperschichten des Polypen; alsdann verdicke sich das Ectoderm am Scheitel der Knospe nach innen zu und stülpe dadurch den Entodermschlauch so ein, daß er die Form eines doppelwandigen Bechers (primäre Entodermlamelle Weismann)

[1] Ältere Angaben über diesen Gegenstand, wie z. B. diejenigen von Gegenbaur (Nr. 22), übergehe ich hier deshalb, weil sie offenbar weniger aus einer wirklichen Beobachtung der Entwicklungsvorgänge als aus der Kenntnis vom Bau der fertigen Medusen entstammten.

annehme, dessen Höhlung durch den Ectodermpfropf (Glockenkern, Weismann) ausgefüllt werde. Die zwei Blätter des entodermalen Bechers verschmölzen alsdann in vier interradialen Streifen (sekundäre Entodermlamelle, Weismann) und blieben zwischen diesen, also radial getrennt, woraus die vier Radialkanäle hervorgingen, die folglich von Anfang an durch die sekundäre Entodermlamelle verbunden wären.

Die distalen Enden der Kanäle entsendeten innerhalb des soliden Becherrandes hohle Fortsätze gegeneinander, die sich verbinden und so den Ringkanal herstellten. Der proximale Teil der Entodermhöhle zwischen den Wurzeln der Radialkanäle und dem sich verschmächtigenden Stiel der Knospe werde zum Magen der Meduse; er stülpe sich in der Achse der Knospe in den Ectodermpfropf (Glockenkern) aus und bilde dadurch den Spadix, die entodermale Auskleidung des künftigen Manubrium. Anderseits höhle sich der Ectodermpfropf in der Weise aus, daß seine Masse zum epithelialen Überzug der Innenfläche des Entodermbechers und des Spadix werde. Der Durchbruch des Mundes an der Spitze des Manubrium, die Eröffnung der Glockenhöhle innerhalb des Glockenrandes und die über den Radialkanälen entstehenden Tentakel vervollständigen den morphologischen Aufbau der Meduse, die sich zuletzt vom Polypen ablöst.

Dieser von L. Agassiz vornehmlich bei *Syncoryne mirabilis*, ferner aber auch bei *Hybocodon prolifer*, einer Tubularie, bei *Corymorpha*, *Bougainvillea*, *Obelia* usw. festgestellte Entwicklungsgang der Medusenknospen wurde seither beinahe ausnahmslos bestätigt, namentlich von Claus, Hertwig, Böhm, Ciamician, Hamann, Weismann, v. Lendenfeld, Chun, Cerfontaine, Dendy. Abweichende Angaben von geringerer Bedeutung werden in der speziellen Untersuchung zur Sprache kommen; dagegen sind schon hier zwei Darstellungen hervorzuheben, die in bestimmten Gegensatz zu Agassiz treten. Nach Allman (Nr. 3, S. 76—78) gibt es bei der Medusenbildung von *Corymorpha* weder eine Entodermlamelle noch einen eigentlichen Glockenkern. Vielmehr wüchsen rund um den Scheitel der Knospe in gleichen Abständen vier cylindrische, aus Entoderm und Ectoderm bestehende hohle Fortsätze in die Höhe; gleichzeitig spalte sich vom Ectoderm jenes Scheitels eine innere Schicht ab und senke sich einwärts zwischen die Fortsätze ein, während das äußere Knospenectoderm zwischen ihnen in die Höhe wachse. Die vier Fortsätze seien die Radialkanäle, die eben bezeichnete, sie verbindende Duplikatur des Ectoderms die Umbrella, deren Höhlung zunächst noch von dem oberflächlichen Scheitelectoderm verschlossen

wird. Am Boden dieser Glockenhöhle stülpt sich das Manubrium hervor, und die angeschwollenen Enden der Radialkanäle verbinden sich zum Ringkanal.

Die zweite abweichende Darstellung stammt von Fr. E. Schulze (Nr. 62). Er gibt freilich an, daß er die Medusenknospung von *Syncoryne sarsi* (vielleicht identisch mit *Syncoryne mirabilis* Ag.) wesentlich ebenso verlaufen sah wie Agassiz; indessen nähert er sich doch in manchen Punkten ganz entschieden der Anschauung Allmans. Auch nach Schulze beginnt die Medusenbildung damit, daß ein solider Glockenkern nach innen einwächst und dadurch das Entoderm zu einem doppelwandigen Becher eingestülpt wird. Die Radialkanäle sollen dagegen nicht durch Verwachsungsstreifen dieses Bechers entstehen, sondern von seinem Rande getrennt aufwachsen. Schulze vermißt ferner durchaus eine die Kanäle verbindende Entodermlamelle. Man kann daher sagen, daß er die beiden gegensätzlichen Anschauungen von Agassiz und Allman über die Entwicklung der Hydromedusen bis zu einem gewissen Grade vereinigte, während eine vollständige, wenngleich nicht als solche bezeichnete Wiederholung der Allmanschen Darstellung sich nur bei de Varenne findet. — Seit jener Zeit (1882) ist die Anschauung von Agassiz, Claus, Hertwig usw. nicht mehr bezweifelt worden und die herrschende geblieben.

Untersuchungen, die ich über denselben Gegenstand im Jahre 1903 anstellte, lieferten mir nun das einigermaßen überraschende Ergebnis, daß die Darstellung von Agassiz, trotz ihrer vielfältigen Bestätigung in mehreren nicht unwichtigen Punkten unrichtig ist, daß aber anderseits auch Allmans entgegengesetzte Angaben nur wenig korrekter sind. Die bezüglichen, zuerst bei *Podocoryne carnea* gewonnenen Befunde konnte ich später an mehreren andern medusenbildenden Athecata bestätigen und sicherstellen. Dies mußte aber notwendig auch die Vorstellungen über die Beziehungen der Hydromedusen zu den Gonophoren und über den Ursprung aller dieser Geschlechtsindividuen beeinflussen, wodurch ich veranlaßt wurde, auch die verschiedenen Gonophoren einer Untersuchung zu unterwerfen, die sich zuletzt auf eine recht ansehnliche Zahl von Gattungen und Arten erstreckte.

Meine Beobachtungen stellte ich mit wenigen Ausnahmen an konserviertem Material und an wirklichen, nicht bloß optischen Durchschnitten an; und wenn es mir dabei gelang, manche Irrtümer meiner Vorgänger zu vermeiden, so verdanke ich es größtenteils dem Umstande, daß ich die Durchschnitte auch an den jüngsten Knospen in jeder Richtung ausführte.

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE LIBRARY MASS.

Athecata.

1. Podocoryne carnea (Taf. I—III).

Diese Art ist schon häufig zum Studium der Medusenentwicklung benutzt worden. Der erste Beobachter, Grobben, machte über die Entwicklung der Medusen von *Podocoryne carnea* nur kurze Bemerkungen (Nr. 34, S. 20—22), die in Ermangelung erläuternder Abbildungen nicht immer ganz klar sind. An der bereits gestielten Knospe »bildet sich an dem von dem Polypen abgekehrten Pole eine Verdickung des Ectoderms, welche gegen das Entoderm hineinwuchert. Dies geschieht jedoch nicht in Form eines einfachen Kegels, sondern eines solchen mit interradiären Randausstülpungen (auf die ausgebildete Meduse bezogen), so daß dadurch das Entoderm in vier voneinander getrennte Taschen geteilt wird. Diese Taschen sind die späteren Radiärgefäße«. Gleichzeitig wachse der Spadix in den »Knospenkern« (Glockenkern) vor, worauf dieser sich aushöhle, und seine Wände das ectodermale Epithel der Subumbrella und des Manubrium bilden.

Da der Spadix unsrer Meduse verhältnismäßig spät erscheint, und auch die Einkeilung der Kanten des Glockenkerns zwischen die Radialschläuche eine spätere Erscheinung ist, so bezieht sich die Beschreibung Grobbens auf eine bereits ziemlich vorgeschrittene Entwicklungsstufe; und indem er aus solchen Befunden schloß, daß der Glockenkern mit seinen vier Kanten das ihn umgebende Entoderm in vier Taschen teile, so setzte er, auch ohne es auszusprechen, notwendig voraus, daß dasselbe anfangs eine im ganzen Umkreise des Glockenkerns zusammenhängende doppelte Schicht bildete. — Ohne die Arbeit von Agassiz anzuführen, schloß er sich also offenbar dessen Ansicht von der Existenz eines doppelwandigen Entodermbechers an, und nicht derjenigen Schulzes, den er ausdrücklich zu bestätigen meint. Über eine sekundäre Entodermlamelle erfahren wir von Grobben nichts.

Bald darauf erklärte Grobbens Lehrer Claus, daß für *Podocoryne* nicht die Schulzesche, sondern die Agassizsche Darstellung durchaus zutreffe: der durch den Glockenkern hervorgerufene zweischichtige Entodermbecher werde durch vier interradiale Verwachsungsstreifen in die vier Radialkanäle und die sie verbindende (sekundäre) Entodermlamelle gesondert; sekundäre Fortsätze der Radialkanäle im Rande der Entodermlamelle bildeten alsdann den Ringkanal (Nr. 16, S. 29ff., vgl. Nr. 17). — Ebenso lauten die Angaben Weismanns (Nr. 70, S. 68), der noch hinzufügt, daß die interradialen Abschnitte der sekundären

Entodermlamelle anfangs so schmal seien, daß die Radialkanäle beinahe zusammenfließen. Bunting (Nr. 10) bestätigte Weismann.

Endlich hat auch de Varenne Mitteilungen über die Entwicklung von *Podocoryne* gemacht (Nr. 67, S. 651—656), die, wie schon bemerkt, sich wesentlich an die Darstellung von Allman anschließen. Während das Entoderm am Scheitel der Knospe sich vom Ectoderm ablöse und nach innen einbuchte, erhöben sich vom Rande dieser Einbuchtung die vier Radialkanäle, die also einwärts an einen leeren Raum grenzten; erst später folge das Scheitelectoderm der Entodermeinsenkung und kleide die Glockenhöhle aus, indem es zugleich zwischen den Radialkanälen mit dem Außenectoderm verklebe (a. a. O. S. 676). Von einer sekundären Entodermlamelle spricht de Varenne so wenig wie von einem Glockenkerne und erläutert seine Angaben nur durch Abbildungen einiger optischen Durchschnitte, die der Wirklichkeit wenig entsprechen.

A. Die Entwicklung der Medusen.

Nach meinen Beobachtungen unterscheiden sich die Träger der Medusenknospen von *Podocoryne carnea*, die sogenannten Blastostyle, im ganzen wenig von den normalen sterilen Hydranthen, und zwar um so weniger, je später die Knospung begann. Ihre bedeutsamste Abänderung, die eben nur bei starken Individuen fehlt, die erst ein bis zwei junge Knospen tragen, besteht in der, in eine gürtelförmige Kante auslaufenden Erweiterung des Stammes im Bereich der Knospungszone. An dieser Kante oder dicht darunter entspringen die Knospen, anfangs zwei einander gegenüber, dann kreuzweise dazu zwei andre, worauf die Zwischenräume zwischen ihnen mit neuen Knospen ausgefüllt werden, bis ein vollständiger, ein- bis zweizeiliger Kranz von solchen vorliegt. Seltener finden sich in Abwesenheit der beschriebenen Kante mehrere auseinanderstehende Kränze von Knospen (Fig. 1).

Da die männlichen und die weiblichen Knospen in ihrer Entwicklung bis auf die später besonders zu beschreibenden Keimzellen keine Verschiedenheiten zeigen, beschränke ich mich in der folgenden Darstellung aus äußeren Gründen auf die weiblichen Knospen.

1) Die jüngsten Knospen sind warzenförmige oder flach kegelförmige Ausbuchtungen beider Körperschichten des Blastostyls, an denen jedoch schon gewisse gewebliche Veränderungen kenntlich sind (Fig. 1, 6, 7). Am Scheitel der Knospe zeigt sich eine rege Zellvermehrung, die in einer Zusammendrängung und Übereinanderlagerung der

Zellen ihren Ausdruck findet. Dazu gesellt sich eine Verdichtung des Protoplasma derselben Zellen, so daß namentlich die Kuppe des Entoderms wie ein dunkler, gegen das übrige Epithel oft scharf begrenzter Pfropf aussieht. Von diesen Erscheinungen eines stärkeren Wachstums im Scheitelabschnitt der Knospe verliert sich die Anhäufung der Zellen allmählich, so daß beide Körperschichten wieder aus einer einfachen Zellenlage bestehen; doch bleibt jener Abschnitt auch weiterhin etwas dunkler als die proximalen Abschnitte und zeigt auch darin ein Übergewicht des Wachstums, daß schon an den fingerförmig gestreckten Knospen das freie Ende etwas anschwillt (Fig. 8, 10).

Bis zu diesem Zeitpunkt ist die Hohlknospe rein cylindrisch. Sobald sie aber in der Seitenansicht oder in Längsdurchschnitten jene terminale Anschwellung deutlich erkennen läßt, ist auch der Querdurchschnitt der Lichtung in der distalen Hälfte abgeändert: aus einem kreisförmigen oder ovalen ist er ein dreizipfeliger und zuletzt ein regelmäßig vierzipfeliger geworden, indem das Entoderm zwischen den Zipfeln mit vier längsverlaufenden Wülsten nach innen vorspringt (Fig. 14, 22), die meist wie die Täniolen der Hydranthen aus einer entsprechenden Verlängerung der Entodermzellen hervorgehen. Diese Täniolen der Medusenknospen beginnen ungefähr in der Mitte der Länge der letzteren und durchziehen deren distale Hälfte bis zum Scheitel; die von ihnen eingefaßten Magenrinnen endigen folglich ebendort in vier Ecken oder Zipfeln, die kreuzweise um die etwas nach innen vorgewölbte Decke des Entodermschlauchs liegen. Dies alles ist bereits nachweisbar, bevor am Knospenscheitel andre Veränderungen Platz gegriffen haben, wie aus den Fig. 10—12 hervorgeht, wo die Kuppe des Entoderms nach außen noch konvex erscheint. Der mittlere Längsdurchschnitt (Fig. 11) traf zwei einander gegenüberliegende Rinnen und ihre Endzipfel, die auf dem vorausgehenden und dem folgenden Schnitt verschwunden und je durch eine mittlere Rinne ersetzt sind (Fig. 10, 12). Daß es sich dabei wirklich um getrennte Entodermzipfel handelt, beweisen solche Durchschnitte ganz gleicher Knospen, die zwei nebeneinanderliegende Zipfel tangential trafen (Fig. 13); da sieht man nicht nur deren Lichtungen deutlich voneinander getrennt, sondern es zeigt sich über ihnen sogar eine schwache Einkerbung der Außenfläche des Entoderms zwischen beiden Zipfeln.

2) Erst nach diesen vorbereitenden Vorgängen beginnt am Scheitel der Knospe die so oft beschriebene Entwicklung des Glockenkerns, der die Anlage der künftigen Subumbrella enthält und ferner die Entstehung der ihn umschließenden Entodermteile, der Radialkanäle und

der sie verbindenden sekundären Entodermlamelle hervorrufen sollte. — Der Glockenkern beginnt als eine centrale Verdickung des Scheitelectoderms, das, nachdem es zweischichtig geworden, zunächst ganz flach gewölbt nach innen vorspringt (Fig. 16). Unter dieser Vorwölbung ist die breiter und dünner gewordene Entodermkuppe entsprechend eingesenkt und wird in einem passenden (radialen) Längsdurchschnitt seitlich von zweien der schon erwähnten hohlen Zipfel begrenzt. Im übrigen ist die Knospe unverändert geblieben.

Einen weiteren Fortschritt zeigt die Durchschnittsserie Fig. 17—19 besonders deutlich. Die tiefere Schicht des Scheitelectoderms ist ansehnlich gewachsen und hat sich so zusammengezogen, daß sie halbkugelig gegen das Entoderm vorragt, wobei die Zellen sich meist schon radiär angeordnet haben (Fig. 17). Dies ist die eigentliche Anlage des Glockenkerns, während die obere Zellenschicht des Scheitels nach wie vor einfach bleibt und die Fortsetzung des übrigen Ectoderms über der Glockenkernanlage darstellt. Diese letztere erscheint daher als eine Abspaltung einer wuchernden tieferen oder inneren Ectodermschicht von der äußeren, die in der Regel ganz eben über die erstere hinzieht. Aber auch wenn sie ausnahmsweise an der Außenseite eine unbedeutende centrale Delle aufweist, so rührt diese von der genannten Zusammenziehung der Glockenkernanlage her und ist keineswegs der Rest einer Einstülpung des ganzen ursprünglichen Ectoderms zur Bildung des Glockenkerns.

An demselben Längsdurchschnitt ist die Entodermkuppe unter der Mitte des Glockenkerns tiefer eingedrückt als früher und läuft seitlich in zwei schlauchförmige Buchten aus, die den Glockenkern von beiden Seiten umgreifen. Es ist dies das allbekannte Bild optischer oder wirklicher Längsdurchschnitte der Medusenknospen, woraus man folgern zu dürfen glaubte, daß der Glockenkern als die eigentliche Ursache der Medusenbildung die Entodermkuppe zu einem doppelwandigen Becher eindrücke und so die Entstehung der Radialkanäle vorbereite. Sobald man sich aber nicht auf ein solches einzelnes Bild beschränkt, sondern die ganze Schnittserie durchmustert, überzeugt man sich, selbst ohne Zuhilfenahme der noch zu beschreibenden Querdurchschnitte, leicht davon, daß jene Auffassung vollkommen irrig ist. Schon auf den nächstfolgenden Schnitten verschwindet der angebliche Entodermbecher vollständig (Fig. 18), worauf aber in einem der letzten Schnitte wieder ein einzelner Entodermschlauch erscheint, der nicht seitlich, sondern in der Mitte an Stelle des Glockenkerns, d. h. jenseits desselben aufsteigt (Fig. 19). Dasselbe findet auch in der andern Hälfte der Schnittserie statt, woraus

sich der Schluß ergibt, daß der Glockenkern von vier kurzen, völlig getrennten Entodermschläuchen umgeben wird. Auch hier füge ich einen anders gerichteten Längsdurchschnitt aus einer gleich alten Knospe hinzu, worin die Trennung der kurzen, handschuhfingerförmigen Schläuche unmittelbar hervortritt. (Fig. 24).

Genau ebenso verhält es sich etwas später, nachdem der Glockenkern sich vom übrigen Ectoderm völlig abgelöst und zu einer nicht ganz regelmäßigen, scheinbar kugeligen Masse zusammengezogen hat, worin schon eine kleine Höhle inmitten der allseitig radiär gestellten Zellen sichtbar wird (Fig. 27). Die verlängerten und sich über den Glockenkern krümmenden Entodermschläuche lassen sich in den hier wiedergegebenen vier Durchschnitten einer und derselben Knospe noch leichter wie vorhin sämtlich feststellen: in Fig. 26 der tangential geschnittene erste Schlauch jenseits des Glockenkerns, in Fig. 27 der vollgetroffene zweite Schlauch und der nur angeschnittene dritte Schlauch, der erst in Fig. 28 sich vollständig darstellt, neben dem äußersten Anschnitt des zweiten Schlauches, und in Fig. 29 der wieder tangential getroffene vierte Schlauch neben dem letzten Rest des dritten. — Von einer ebensolchen Knospe stammt der Durchschnitt Fig. 25 mit einem vollgetroffenen Entodermschlauch und den soliden Anschnitten seiner beiden Nachbarn. — Endlich bestätigt die Querschnittserie, Fig. 20—22, einer Knospe mit noch ganz solidem Glockenkern, daß dieser in der Tat nicht von einem doppelwandigen Entodermbecher, sondern von vier getrennten, wenngleich zusammenstoßenden Entodermschläuchen umschlossen wird, deren noch enge Lichtungen abwärts in die vier Magenrinnen auslaufen.

Dies lenkt aber unsre Aufmerksamkeit wieder auf die jüngsten Knospen vor der Entstehung des Glockenkerns, deren vier kleine Entodermzipfel als selbständige Wachstumsprodukte der Täniolen und Magenrinnen sich nunmehr als die unmittelbaren Vorläufer oder vielmehr die ersten Anlagen der den Glockenkern umschließenden Entodermschläuche darstellen. Denn Schritt für Schritt kann das Auswachsen jener Zipfel zu den Schläuchen verfolgt werden, ohne daß sich diese zusammenhängende Entwicklungsreihe irgendwo durch einen doppelwandigen Entodermbecher unterbrochen zeigte.

Die vier Entodermschläuche sind nun, wie die folgende Untersuchung zeigen wird, keineswegs einfach identisch mit den späteren Radialkanälen; deshalb vermeide ich den letzteren Namen und nenne sie »Radialschläuche«.

Durch die voranstehenden Beobachtungen ist also der bündigste

Beweis dafür erbracht, daß 1) die Einleitung zur Medusenbildung von *Podocoryne carnea* nicht vom Glockenkern ausgeht, sondern von vier durch Täniolen getrennten Rinnen des Entodermschlauchs der jüngsten Knospen, deren distale Enden in vier getrennte Schläuche (Radialschläuche) im Umfange des sich einsenkenden Glockenkerns auswachsen, und daß folglich 2) ein doppelwandiger oder sonstwie gebildeter einheitlicher Entodermbecher als Anlage der umbrellaren Entodermteile überhaupt nicht existiert.

Die entgegenstehenden Angaben von Grobben, Claus, Weismann, Bunting und de Varenne erweisen sich daher in der Tat als völlig unzutreffende, und zwar nicht deshalb, weil sie direkt unrichtig beobachtet hatten, sondern weil sie glaubten, die fragliche Entwicklung lediglich aus einzelnen Bildern späterer Entwicklungsstufen sicher erschließen zu können. Und doch hätte ein einziger Querdurchschnitt durch die zuletzt besprochenen Knospen genügt, um die einheitliche Anlage der umbrellaren Entodermteile wenigstens höchst zweifelhaft erscheinen zu lassen. Nur de Varenne spricht von ursprünglich getrennten Radialkanälen, nähert sich aber dadurch nur zufällig und scheinbar dem richtigen Tatbestand. Denn schon die Behauptung, daß sie in solchen Abständen voneinander stehen, daß das Außenectoderm und das Subumbrellarepithel flächenhaft zwischen ihnen verkleben, beweist, daß er nur ältere Knospen vor Augen hatte, in denen die ursprünglichen Radialschläuche gar nicht mehr bestehen, sondern schon die damit keineswegs identischen Radialkanäle vorliegen, deren Verbindung durch die sogenannte sekundäre Entodermlamelle de Varenne ebenso übersehen hat, wie den Glockenkern.

Bevor ich in der Beschreibung fortfahre, sei schon hier darauf hingewiesen, daß die Ähnlichkeit der Täniolen und Magenrinnen der Medusenknospen und der entsprechenden Bildungen der Hydranthenköpfchen (Fig. 2, 3) nicht bloß eine zufällige und äußerliche ist, sondern auf einer Vererbung jener Teile von den älteren Hydranthen auf die jüngeren Medusen beruht. Denn ein solcher phyletischer Zusammenhang dieser beiderlei Individuen der Hydropolypen bleibt unangetastet, ob man nun die Medusen direkt oder durch die Vermittlung der sogenannten Gonophoren von den Hydranthen ableiten mag, was erst später diskutiert werden soll. Ist aber jener Zusammenhang der ganzen Individuen gesichert, so gilt dies auch für ihre in jeder Hinsicht übereinstimmenden Teile, wie es die Täniolen zweifellos sind.

Ich kehre noch einmal zu den zuletzt besprochenen Knospen

zurück, um einige Einzelheiten nachzuholen. — Der Glockenkern erscheint dort in den Längsdurchschnitten unregelmäßig kugelig, mit einer kleinen centralen Höhlung, um die sich seine Zellen in einer Schicht radiär anordnen (Fig. 27). Daß dies ebensowenig wie die bereits erwähnte apicale Delle des Außenectoderms auf seine Entstehung aus einer Einstülpung des ganzen Ectoderms hindeutet, wird sich bei der Untersuchung über seinen phyletischen Ursprung unzweideutig ergeben. Derselbe Glockenkern zeigt sich auf den Querdurchschnitten stumpf vierkantig, so daß die Kanten den interradialen Grenzen der Radialschläuche entsprechen (Fig. 20). Dies kann aber, auch abgesehen von dem nachgewiesenen selbständigen Ursprung jedes Schlauchs, nicht einmal den Schein erwecken, als wenn jene Kanten des Glockenkerns die Teilung einer einheitlichen »primären Entodermlamelle« in die vier Schläuche veranlaßten (Grobben); denn diese stoßen noch mit recht breiten Flächen zusammen, sind also getrennt, bevor jene Kanten zwischen sie vordringen. Dies letztere geschieht erst viel später, nachdem die zusammenstoßenden Seitenränder der vergrößerten Schläuche sich bedeutend verschmälert haben (Fig. 33). Nur die innere Abplattung der Schläuche mag anfangs durch den Druck des Glockenkerns bedingt sein, wogegen aber später eine gewisse Vorwölbung der Schläuche nach innen einen umgekehrt wirkenden Druck anzuzeigen scheint.

Die ständige Trennung der Schläuche offenbart sich aber sehr auffällig in einer Bildung, die nur dann hervortritt, wenn die Schläuche infolge der Konservierung ein wenig auseinanderrücken; dann sieht man nämlich eine zwischen ihnen ausgeschiedene cuticulare Grenzlamelle, die die gleichen Lamellen an der Innenseite des Außenectoderms und an der Außenseite des Glockenkerns oder des Subumbrellarepithels miteinander verbindet (Fig. 30). Diese Lamelle erhält sich lange Zeit und ist in ihren Wirkungen noch an der fertigen Meduse nachweisbar (s. w. u.), so daß die ursprüngliche Vierteilung des umbrellaren Entoderms die ganze Entwicklung überdauert.

Dieselbe Vierteilung zeigt sich noch in andrer Hinsicht bedeutsam. Der anfangs unscheinbare Rest der ursprünglichen Entodermkuppe unter dem Glockenkern und zwischen den Basen der vier Radialschläuche erweitert sich in der Folgezeit zugleich mit dem Wachstum aller übrigen Teile zu einer horizontalen Platte, die als Anlage des künftigen Spadix den Namen »Spadixplatte« verdient (Fig. 27, 28). Wenn der vielgenannte Entodermbecher wirklich bestände, würde die Spadixplatte anfangs nur mit seiner Innenwand zusammenhängen, mit seiner Außenwand und dem sich abwärts anschließenden Magenentoderm der Knospe

aber nicht in Verbindung stehen, so daß während dieses Zustandes eine direkte Einwanderung der Eizellen aus dem Magenentoderm in die Spadixplatte unmöglich wäre. Da jedoch statt des Entodermbechers die vier von Anfang an getrennten Radialschläuche bestehen, so bleiben zwischen ihnen ebenfalls von Anfang an unmittelbare und zwar interradiale Verbindungen zwischen der Spadixplatte und dem Magenentoderm zurück, gewissermaßen Reste des ursprünglichen Umschlags des seitlichen Entoderms der jüngsten Knospen in dessen Kuppe.

Diese interradialen Brücken zwischen dem Magenentoderm und der Spadixplatte sind auf Längsdurchschnitten sehr leicht anzutreffen (Fig. 27, 28, 46, 47), und auf Querdurchschnitten, die die Spadixplatte eben noch streifen, läßt sich die Beziehung dieser Brücken zu bestimmten Teilen des Magenentoderms erkennen (Fig. 23). Während die Magenrinnen in die Außenwände der Radialschläuche übergehen, setzen sich die Täniolen in deren Innenwände fort und biegen anderseits mit ihrem Mittelstück in die Spadixplatte um, wodurch sie eben die genannten Brücken herstellen. Dies ist zu der angegebenen Zeit, wann die Täniolen noch solid sind, weniger anschaulich als später, wenn die Grenzspalten zwischen den Radialschläuchen sich bis in die Täniolen hineinziehen und diese dadurch in breite Falten verwandeln, deren Seitenwände sich in die Radialschläuche fortsetzen, während ihre breiten Ränder sich in die genannten Brücken verwandeln (Fig. 32, 43, 44). Diese gestatten also die bezeichnete Einwanderung der Eizellen aus dem Magenentoderm in die Spadixplatte oder den Spadix von Anfang an ununterbrochen.

3) In der nun folgenden Entwicklungsperiode verwandelt sich die schlanke, kolbige Gestalt der Medusenknospen in eine dicke, birnförmige und kurzgestielte (Fig. 34, 35). Diese Anschwellung rührt aber zunächst nicht von einer Ausdehnung der Radialschläuche und des Glockenkerns nach unten her; denn obwohl sie insgesamt breiter geworden sind, füllen sie nur die kleinere obere Hälfte der Knospe aus, deren untere Hälfte von dem Magen allein eingenommen wird.

In den Querdurchschnitten erscheinen die erweiterten Radialschläuche an der Innenseite abgeplattet, hier und dort aber schon etwas konvex vorgewölbt (Fig. 30, 31, 33); ihre Seitenflächen, mit denen sie aneinandergrenzen, sind schmäler geworden und nähern sich schon der Gestalt stumpfer Kanten. Aufwärts krümmen sich die Schläuche nach innen zu, abwärts gehen sie in der schon beschriebenen Weise in das Magenentoderm über (Fig. 34). Namentlich ist an den größeren Knospen dieser Entwicklungsstufe die Faltenbildung der Täniolen dicht unter

den Basen der Radialschläuche schon häufig anzutreffen (Fig. 32); und wenn Keimzellen sich in diese Falten eingelagert haben, können die letzteren von ansehnlichem Umfang sein.

Ungleich bedeutender ist die Gestaltveränderung des Glockenkerns in denselben Knospen. Während seine vier Längskanten schärfer geworden sind, hat er sich oben und unten abgeplattet, so daß diese Endflächen mit den Seitenflächen ebenfalls Kanten bilden (Fig. 31, 34). Ferner ist der Boden des Glockenkerns breiter als der Scheitel, und die ganze Masse stellt daher eine abgestumpfte Pyramide dar. Dieser äußeren Gestalt des Glockenkerns paßt sich die Ausdehnung seiner inneren Höhlung an, indem die früher radiär gestellten Zellen seiner Wand sich an den sie umschließenden ebenen Flächen epithelial anordnen und dabei vom Mittelpunkt des Innenraums abrücken. Dieser nimmt also zunächst ebenfalls eine pyramidenförmige Gestalt an, die sich erst durch die Entstehung des Manubrium verändert. Die auf diese Weise entstehende weitere Höhlung, die künftige Glockenhöhle (Subumbrellarhöhle) verwandelt also die ganze solide Zellenmasse der Glockenkernanlage in einen epithelialen Sack, dessen Wand sich in dem Maße verdünnt, als die Höhle sich erweitert. Seine Seitenteile werden zum Subumbrellarepithel der Meduse, sein Boden ist für das Außenepithel des Manubrium bestimmt, und seine Decke beteiligt sich an der Herstellung des Velum (s. u.).

Gegen das Ende dieser Entwicklungsstufe treten als vollständige Neubildungen der Spadix und das Manubrium auf. Während die Unterseite der Spadixplatte noch ganz eben ist, bemerkt man doch schon eine Erhebung ihrer Oberseite und infolgedessen auch des Bodens der Glockenhöhle. Diese Wucherung führt alsbald zu einer Ausdehnung beider Epithele, die in einer Ausbuchtung der Spadixplatte und jenes ectodermalen Glockenhöhlenbodens nach oben ihren Ausdruck findet (Fig. 34, 35, 47). Dies ist die Anlage des Manubrium; anfangs kegelförmig, dann zapfenförmig, verengt es die Glockenhöhle in solcher Weise, daß sie die Gestalt eines umgekehrten Bechers erhält (Fig. 36, 37). In diese Bildung des Manubrium geht die ganze Spadixplatte auf, so daß der nunmehrige Spadix, die entodermale Auskleidung des Manubrium, einmal unmittelbar in die Innenwand der Radialschläuche umbiegt und ferner interradial eine schräg aufsteigende Fortsetzung des Magenentoderms, nämlich der Täniolenränder, darstellt (Fig. 46).

Die Radialschläuche erweitern sich, ohne voneinander abzurücken, und erhalten einen annähernd spindelförmigen Querdurchschnitt, indem ihre Innenwände sich vorwölben und ihre Seitenränder sich zu bloßen

Kanten zusammenziehen, die dann unter annähernd rechten Winkeln zusammenstoßen (Fig. 33, 38). Da die interradialen Grenzlamellen sich leicht nachweisen lassen, so kann natürlich von einem unmittelbaren Zusammenhang dieser Kanten, wie ihn Weismann als Anfang der »sekundären Entodermlamelle« zeichnet (Nr. 70, Taf. XIX, Fig. 5), gar nicht die Rede sein. Ganz besonders deutlich ist in solchen Knospen der Übergang der Radialschläuche in die Magenrinnen und die sie trennenden faltenförmigen Täniolen (Fig. 39, 40). An manchen Querdurchschnitten sieht man unmittelbar, wie die breiten Faltenränder sich über den Rinnen so verbinden, daß nach außen die Basen der Schläuche und nach innen die Basis des Spadix hergestellt werden (Fig. 43, 44). Und zwar ist dies wörtlich so zu verstehen, daß Schläuche und Spadix sich auf die eben angegebene Weise abwärts verlängern; denn ganz unverkennbar wird die Magenlichtung dieser und der älteren Knospen fortdauernd durch jene sich abwärts ausdehnenden umbrellaren Teile verengt, bis sie zuletzt zwischen Stiel und Spadix nur noch als Zusammenfluß der Radialkanäle erscheint (Fig. 35—37, 58).

Mit der Verlängerung des Spadix und des ganzen Manubrium vertieft sich auch die Glockenhöhle. Ihre Wandbekleidung, das Subumbrellarepithel, bedeckt die Radialschläuche nur in der oberen Hälfte gleichmäßig; weiter abwärts verdickt es sich in den vier Ecken auf Kosten der radialen Abschnitte und dringt dort mit vier Zipfeln, in denen das subumbrellare und das manubriale Ectoderm zusammenlaufen, bis unter die Basis des Manubrium vor (Fig. 38—40). Diese Subumbrellarzipfel liegen also auf dem schrägen Aufstieg der Täniolenränder zum Spadix oder in der interradialen Faltenbucht, auf welchem Wege sie endlich, halb zwischen den Basen der Radialschläuche und halb unter ihnen das Außenectoderm erreichen (Fig. 46, 61). Die Bedeutung dieser Erscheinung kann erst später erläutert werden. Es erübrigt noch, zu bemerken, daß das umbrellare Außenectoderm in dieser Periode stark zu wuchern beginnt, so daß es mehrschichtig wird. Interradial springt es schon früh etwas zwischen die Radialschläuche vor (Fig. 30, 38).

4) In diesem letzten Abschnitt der Darstellung von der morphologischen Entwicklung der Medusenknospen vereinige ich alle folgenden Stufen bis zur Herstellung der reifen Meduse, weil es nicht angeht, die Beschreibung der Metamorphosen der Einzelteile aus chronologischen Gründen zu unterbrechen.

Die Knospen behalten bis kurz vor der Ablösung ihre birnförmig

ovale Gestalt, weil sie frühzeitig eine zarte, aber feste Cuticula an ihrer Außenfläche absondern, die namentlich die natürliche Ausdehnung des Glockenrandes und das Hervortreten der dann hervorwachsenden Neubildungen verhindert. Sie ist natürlich eine Fortsetzung des Periderms des Blastostyls oder Hydranthen; in den Abbildungen ist sie beinahe durchweg fortgelassen.

Die Radialschläuche verließen wir in dem Zustande, daß sie bei einem annähernd spindelförmigen Querdurchschnitt und weiter Höhlung mit ihren Kanten zusammenstießen, also je $^1/_4$ des Umfangs der Umbrella einnahmen und vom Magen aus leicht gekrümmt gegen den Scheitel der Knospe convergierten. Dort bleibt zwischen ihren Enden ein centrales Feld des Außenectoderms mit der darunter liegenden Decke der Glockenhöhle in festem Zusammenhange und bildet so die Anlage des Velum, die anscheinend das Vordringen jener Enden der Radialschläuche bis zum Scheitel hindert (Fig. 34—36). Dafür wachsen diese Enden im Umkreise des Velum nach oben hervor und stülpen entsprechende Überzüge des Ectoderms aus (Fig. 37). Diese hohlen und dicken Randwülste hängen zwar an ihrer Basis mit ihren äußeren Ecken zusammen, doch so, daß sie unmittelbar über dem Velum einen kreuzförmigen Raum umschließen, der sich interradial nach außen öffnet und die Wülste vollkommen voneinander trennt (Fig. 53, 56). Durch die in diesen Raum einragenden Tentakel und unter dem Druck der äußeren cuticularen Hülle wird er weiterhin sehr stark verengt (Fig. 55). Längsdurchschnitte, die zwei einander gegenüberstehende Wülste treffen, zeigen daher nur den centralen Teil des prävelaren Raums, der dann wie eine Ectodermeinstülpung erscheint (Fig. 37). Solch ein Bild bewog Weismann zu der irrigen Annahme, daß eine »förmliche Einstülpung« des Scheitelectoderms gegen den Glockenkern das Velum bilde (Nr. 70, S. 113, 260)[1]; tatsächlich besteht aber seine Anlage schon an dem glatten Scheitel der Knospe, sobald eine Decke der Glockenhöhle vorhanden ist, und die vermeintliche Einstülpung ist, wie wir sahen, nur das Centrum des zwischen den Wülsten befindlichen Raumes.

Der Durchbruch der noch geschlossenen Anlage des Velum beginnt so, daß die Mitte der äußeren Ectodermschicht sich öffnet und die dem Glockenkern angehörige tiefere Schicht sich in jene Öffnung bruchsackartig vordrängt (Fig. 54); und wenn man damit die analogen Erschei-

[1] Merkwürdigerweise fehlt bei Weismann in dem Durchschnitt einer älteren Medusenknospe von *Podocoryne carnea* das Velum ganz (Nr. 70, Taf. 19 Fig. 13).

nungen bei *Clava* und *Gonothyraea* vergleicht, wird es mehr als wahrscheinlich, daß das Vordringen der Glockenkerndecke die eigentliche Ursache des Durchbruchs ist, worauf erst das Velum als ein platter Ring fertig vorliegt (Fig. 55). Doch wird es sofort durch neue Bildungen in die Glockenhöhle umgeschlagen.

Aus dem Scheitel der Randwülste wachsen nämlich die Tentakel hervor, und da sie durch das Knospenperiderm verhindert werden, nach außen hervorzutreten, durchsetzen sie bei ihrer fortdauernden Ausdehnung die Öffnung des Velum oder den »Glockenmund«, schlagen es dabei in die Glockenhöhle um und füllen die letztere mit ihren Schlingen (Fig. 55, 58). Die axialen Entodermzellen der Tentakelanlagen rücken nicht gleich in einer Zeile in sie ein, sondern zu mehreren nebeneinander, um sich erst während der Verlängerung der Tentakel in der bekannten Weise aneinander zu reihen. Mehr als die vier radialen Tentakel habe ich bei *Podocoryne carnea* niemals angetroffen.

Bald nach dem Erscheinen der Randwülste beginnt im Niveau des Velum die Bildung des Ringkanals. Die Radialschläuche rücken dort niemals auseinander, sondern berühren sich stets mit ihren dicken Rändern, bis diese endlich verschmelzen (Fig. 41). Darauf verteilt sich die Masse der Schläuche in dieser Zone derart, daß nur radial unter den Randwülsten eine weit offene, im Querdurchschnitt dreieckige Lichtung zurückbleibt, die sich in den interradialen Verbindungsstrecken zu einem dünnen Kanal zusammenzieht (Fig. 50). Der Ringkanal geht also unmittelbar aus den ursprünglichen Radialschläuchen hervor, so daß selbst seine ganze Lichtung mit den ursprünglichen vier Schlauchhöhlungen identisch ist. Die angegebene Verschiedenheit seiner radialen und interradialen Abschnitte behält er aber dauernd: während die letzteren sich immer mehr zu dünnen Röhren ausziehen, bleiben radial die dickwandigen Erweiterungen als Wurzeln der Randwülste und als Endpunkte der Radialkanäle bestehen. Die verbreitete Annahme, daß der Ringkanal im oberen Rande einer die Radialkanäle verbindenden Entodermlamelle entstehe, sei es, daß deren Spalthöhle sich dauernd erhalte (Hertwig) oder von den Radialkanälen aus sich neu entwickle (Agassiz, Claus), ist also nicht zutreffend und lediglich eine Schlußfolgerung aus der irrigen Vorstellung von der Existenz jener Entodermlamelle.

Zu der Zeit, wann die Radialschläuche im Bereich des Ringkanals zu verschmelzen beginnen, fängt auch eine Veränderung ihrer darunterliegenden Abschnitte an. Mit der zunehmenden Erweiterung der Umbrella dehnen sie sich ebenfalls in konzentrischer Richtung aus, doch so, daß ihre Seitenkanten in dünne Platten ausgezogen werden, die

mit den interradialen Grenzlamellen in Verbindung bleiben (Fig. 42). Diese Platten bestehen von Anfang an aus einer einzigen Zellenlage, und nirgends fand ich eine Andeutung davon, daß auch die angrenzenden Teile des die Lichtungen umschließenden Epithels in jene Platten so hineingezogen würden, daß diese aus einer Duplikatur des Entoderms hervorgingen. Jeder Radialschlauch sondert sich mithin in seiner Breite in drei Abschnitte, einen mittleren (radialen), der die ursprüngliche Höhlung enthält und zum definitiven Radialkanal wird, und zwei seitliche solide und einschichtige Flügel, die als wirkliche Neubildungen aufzufassen sind (Fig. 48). Während die Umbrella in die Länge und Breite wächst, dehnen sich auch jene Flügel aus und werden anderseits die Radialkanäle immer schmäler und flacher (Fig. 51). Sobald jeder Flügel breiter geworden ist, als der ihn aussendende Radialkanal, verschmelzen die zusammenstoßenden Ränder der Flügel (Fig. 52); die vier Radialkanäle sind alsdann durch ebenso viele breite Entodermstreifen von der Form eines einfachen, dünnen Plattenepithels verbunden, das kontinuierlich in das Kanalepithel übergeht. Dies ist nun die vielgenannte »Entodermlamelle« (Hertwig) oder »Gefäßplatte« (Claus) der fertigen Meduse, die also mit der angeblichen »primären« oder »sekundären« Entodermlamelle jüngerer Medusenknospen (Weismann) gar nichts zu tun hat. Denn die Annahme, daß der Glockenkern die Kuppe des ursprünglichen Entodermschlauchs zu einem doppelwandigen Becher einstülpe (primäre Entodermlamelle), und dieser durch interradiale Verschmelzungen beider Blätter die »sekundäre Entodermlamelle« oder Gefäßplatte bilde, hat sich als eine vollständige Täuschung herausgestellt; weder existiert jener Becher, noch überhaupt eine zweiblättrige oder kontinuierliche Anlage der einzelnen Gefäßplatte. Die einzigen ursprünglichen Entodermteile der Umbrella sind vielmehr ausschließlich die vier getrennten Radialschläuche, die sowohl die definitiven Radialkanäle, wie die sie verbindenden Platten, und die letzteren zwar aus einer einschichtigen, aber in jedem Interradius zweihälftigen Anlage hervorgehen lassen. Deshalb ist auch der gelegentlich angestellte Vergleich dieser Verbindungsplatten mit der »Gefäßplatte« der Scyphomedusen, die tatsächlich aus Verschmelzungen des Kranzdarmes entsteht, ganz unzulässig. — Nachdem aber die fragliche Entodermhaut der Medusen von *Podocoryne* und andern Hydromedusen (s. u.) nach ihrer Entwicklung sich als etwas ganz andres herausgestellt hat, als wofür sie bisher gehalten wurde, dürfte es angezeigt sein, um weiteren Mißverständnissen vorzubeugen, sie mit einem neuen Namen zu bezeichnen. Ich werde sie »Umbrellarplatte« nennen.

Aus dem hohlen Hauptteil der vier Radialschläuche gehen die vier Radialkanäle, aus ihren flügelförmig und einschichtig auswachsenden und paarweise verschmelzenden acht Kanten die Umbrellarplatten (Entodermlamelle, Gefäßplatte aut.) hervor; der Ringkanal entsteht weder in einer Entodermlamelle noch durch Seitenfortsätze der Kanäle, sondern durch eine unmittelbare Verbindung der zusammenstoßenden Radialschläuche. — Die Anlage des Velum ist gleichzeitig mit der Herstellung einer deutlichen Glockenhöhle in der Duplikatur des Scheitelectoderms und der inneren Höhlendecke gegeben.

Solange die beiden Hälften jeder Umbrellarplatte noch nicht miteinander verschmolzen sind, stehen sie mit der sie trennenden Grenzlamelle und durch diese mit der Basalmembran des Außenectoderms und des Subumbrellarepithels in Zusammenhang. Bei der Verschmelzung schwindet natürlich die zwischenliegende Lamelle, und gleichzeitig hebt sich das Außenektoderm vollständig von der Umbrellarplatte ab, wogegen das Subumbrellarepithel ihr und den Radialkanälen eng angeschlossen bleibt. An der fertigen Meduse zeigt sich alsdann sehr deutlich, daß das Subumbrellarepithel, wie es F. E. Schulze von *Syncoryne* beschrieb, nur mit den Radialkanälen und den interradialen Nähten der Umbrellarplatten fest verbunden ist, dazwischen aber sich von den letzteren abheben kann, wodurch die acht, von Schulze als »Cölom« gedeuteten Räume entstehen (Fig. 63). Warum die vier radialen Verbindungen längs den Kanälen entstehen, ist nicht ohne weiteres zu verstehen, wenn nicht etwa die radialen Muskeln (s. u.) mit im Spiele sind; dagegen ist es höchst wahrscheinlich, daß die interradialen Verbindungen des Subumbrellarepithels eine Fortsetzung seiner ursprünglichen Zusammenhänge mit den interradialen Grenzlamellen und folglich mit den Nahtstellen der Umbrellarplatten sind. Jene subepithelialen Räume der Subumbrella hören natürlich an der Wurzel des Manubrium auf, da das Subumbrellarepithel dort sich auf den Spadix umschlägt und mit ihm an der ganzen Fläche verbunden bleibt.

Indem die Bildung der Umbrellarplatte abwärts fortschreitet, gelangt sie zuletzt bis zwischen die Basen der Radialkanäle, wo sie sich merklich verschmälert, weil die letzteren gegen den Magen zusammenrücken und dort an ihrem Ursprung breiter sind als in der übrigen Umbrella. An Querdurchschnitten, die auf einer Seite noch die Basen der Kanäle, auf der andern Seite aber schon deren Fortsetzung, die

Täniolenfalten und Magenrinnen, getroffen haben, erkennt man ohne weiteres, daß die Flügel der Radialschläuche oder eben die Anlagen der Umbrellarplatten in entsprechende, aber noch auseinanderstehende Kanten der Magenrinnen, und diese Kanten weiter abwärts samt den verstreichenden Täniolen in das glatte Magenentoderm auslaufen (Fig. 43—45). Bei der fortschreitenden Einbeziehung der Täniolen und Rinnen in die Bildung der umbrellaren Entodermteile gelangt die Umbrellarplatte schließlich auch bis zu jenem indifferenten Magenentoderm und trennt dadurch die Subumbrellarzipfel, die vorher in den Täniolenfalten noch das Außenectoderm berühren konnten, vollständig von diesem letzteren. Damit hört, wie wir sehen werden, jede Bedeutung dieser Zipfel auf. Bemerkenswerterweise ist aber diese völlige Abdrängung des Glockenkerns vom exumbrellaren Außenectoderm eine relativ späte Erscheinung.

Sonstige Einzelheiten in der Ausbildung der Meduse sollen hier nur kurz erwähnt werden. — Die Lichtung des Manubrium wird vierkantig, indem die Täniolenbildung des Magens sich auf dem beschriebenen, interradialen Wege auf den Spadix fortsetzt und allmählich bis zur Spitze des Manubrium vorrückt (Fig. 52, 63). Den tiefen Buchten zwischen den Täniolen entsprechen am oralen Ende des Manubrium äußere, radiale Kanten, die noch vor dem Durchbruch des Mundes in die vier ectodermalen sogenannten »Mundtentakel« auslaufen (Fig. 58). — Bald nach der Fertigstellung des Velum verdickt sich das Ectoderm jedes Randwulstes dicht über dem Velum zu einem vorspringenden Polster, das den Ocellarbildungen andrer Medusen entspricht, aber, wie schon die älteren Beobachter (Allman, Grobben) feststellten, keine Ocellen entwickelt (Fig. 58). Das Gewebe dieser Polster scheint sich von demjenigen der sich anschließenden Nervenringe wenig zu unterscheiden.

Den histiologischen Bau der subumbrellaren Muskeln haben O. und R. Hertwig eingehend beschrieben (Nr. 44, S. 7—10), aber über die Entwicklung dieses Gewebes nichts angegeben; es sei daher hier das mitgeteilt, was ich darüber zu beobachten Gelegenheit hatte. An den älteren Medusenknospen von *Podocoryne carnea* trennen sich die der Glockenhöhle zugewandten und kernhaltigen Zellenhälften des Subumbrellarepithels so voneinander, daß sie als freie Zäpfchen oder Halbkugeln aus den miteinander zusammenhängenden Basalteilen vorragen (Fig. 48, 51, 58). Nur längs der Radialkanäle erscheinen dieselben Zellen voneinander völlig getrennt. Betrachtet man dieses Gewebe an passenden Tangentialdurchschnitten älterer Knospen von der Fläche,

so erscheint es zwischen den Radialkanälen aus queren Bändern zusammengesetzt, von denen jedes eine größere Anzahl von Kernen, also auch von den inneren kernhaltigen Zellenhälften, trägt und folglich aus einer Verschmelzung der zugehörigen basalen Hälften entstanden ist (Fig. 59). In den freien Medusen liegen diese Bänder dicht nebeneinander und enthalten eine gewisse Anzahl von parallel und längs verlaufenden Fibrillen, die natürlich nur Muskelfibrillen sein können, wenngleich eine Querstreifung nicht deutlich hervortrat. Die kernhaltigen Zellenhälften sind zu Plattenzellen geworden, die die Muskelbänder bedecken. Jedes der letzteren ist also aus einer größeren Zahl von basalen Zellenhälften entstanden und stellt eine Muskelfaser mit zahlreichen Fibrillen in einer gemeinsamen Grundsubstanz dar. Die den Radialkanälen ansitzenden Subumbrellarzellen bilden keine Bänder, sondern verwandeln sich anscheinend in Spindelzellen, deren Längsachse der Kanalachse parallel verläuft. Ihre Umbildung in Muskelelemente dürfte ähnlich verlaufen wie am Ringmuskel.

Nachdem die reifende Medusenknospe ihr Periderm gesprengt hat, entfaltet sie ihre am Rande zusammengedrückte Umbrella zur vollen Glockenform und streckt die Tentakel aus. In diesem Zustande verweilt sie noch einige Zeit an ihrem kurzen Stiel; dann schwindet dessen Entoderm und das Ectoderm schnürt sich in kurzem Abstand von der Glocke tief ein und zuletzt ganz durch, so daß die eben freigewordene Meduse einen spitzen, exumbrellaren Scheitelaufsatz trägt.

B. Die Entstehung und Wanderung der Eizellen.

Die Keimstätte der Eizellen. Nachdem Weismann in Übereinstimmung mit andern Beobachtern festgestellt hatte (Nr. 68, 69), daß bei den Hydropolypen die »Keimstätte«, d. h. die Stelle, wo ihre Keimzellen sich zuerst differenzieren, häufig von der »Reifungsstätte« entfernt liegt, so daß die Keimzellen, um zur letzteren zu gelangen, Wanderungen auszuführen hätten, fand de Varenne bei *Podocoryne carnea* die weibliche Keimstätte im Entoderm des Blastostyls, von wo sie in den Spadix einwanderten, um dort ihre Reife zu erlangen (Nr. 67, S. 648). Weismann erklärte dies für einen Irrtum, da bei unserm Polyp Eizellen nur ausnahmsweise im Blastostyl anzutreffen seien und ihre normale Keimstätte, vielmehr das Entoderm der Medusenknospe, die »Keimzone«, d. h. der die Keimstätte enthaltende Abschnitt die proximale Hälfte der Knospe und die Reifungsstätte das

Ectoderm des Manubrium sei. Bunting schloß sich Weismann vollständig an. Die Vermutung Weismanns, daß die Eizellen, obwohl sie sich im Entoderm differenzierten, aus dorthin eingewanderten undifferenzierten Ectodermzellen (Urkeimzellen) der Knospen hervorgingen, wurde später von Ishikawa insofern bestätigt, als er im Ectoderm der Knospe ausnahmsweise ganz unzweifelhafte Eizellen antraf, woraus er schloß, daß die daneben sichtbaren kleinen dunklen Zellen die undifferenzierten Urkeimzellen seien, die, abgesehen von den eben angegebenen Ausnahmen, in der Regel in demselben indifferenten Zustande in das Entoderm einwanderten, um erst dort zu wirklichen Eizellen zu werden (Nr. 47).

Nach meinen Untersuchungen über die Keimstätte der weiblichen *Podocoryne carnea*, die ich an Tausenden von Durchschnitten anstellte, muß ich die genannten Angaben fast durchweg berichtigen. Eizellen kommen außer im Entoderm der Knospe auch in deren Ectoderm vor, aber nicht ausnahmsweise, sondern recht häufig, an den verschiedensten Stellen und auf allen Entwicklungsstufen der Medusenknospe vor dem Erscheinen der Tentakel. Ich kann ferner die Ansicht Ishikawas, daß die kleinen, jedoch undifferenzierten Ectodermzellen der Knospen Urkeimzellen seien, die sich erst im Knospenentoderm zu Eizellen differenzierten, schon deshalb nicht bestätigen, weil ich die allerjüngsten differenzierten Eizellen außerhalb der Knospen im Ectoderm des Blastostyls antraf, und zwar ebenfalls nicht als seltene Ausnahmen, sondern ständig.

Innerhalb und außerhalb der Knospenzone junger Blastostyle, die erst ganz kleine Knospen trugen, ist das Ectoderm in einem nicht ganz schmalen, aber wohl nicht ganz ununterbrochenen Gürtel dadurch verdickt, daß sich in seiner Tiefe rundliche, eckige Zellen angesammelt haben, die durch ihr dunkleres Plasma und den vergrößerten hellen Kern jungen Eizellen gleichen und tatsächlich durch alle Übergänge mit unzweifelhaften größeren Eizellen in derselben Ectodermzone verbunden sind (Fig. 5, 9). Solche jüngste Eizellen habe ich gelegentlich auch in derselben Keimzone in das Entoderm einwandern sehen, wo dann entweder größere Eizellen an verschiedenen Stellen, bis ziemlich tief unterhalb der Knospungszone und anderseits bis in die jungen Knospen anzutreffen sind. Anderseits finde ich ebenso auf dem ganzen Wege von jener Ectodermzone des Blastostyls bis in das Ectoderm der Knospen an Größe zunehmende Eizellen, die erst dort ins Entoderm übertreten (Fig. 8—10). Bei der Leichtigkeit, mit der die Eizellen aus dem Ectoderm ins Entoderm und umgekehrt hinüberwandern

(s. Goette, Nr. 28, S. 354 Anm., Kleinenberg, Nr. 48, S. 329), können die beschriebenen Bilder freilich nicht ohne weiteres so gedeutet werden, daß die Eizellen bis zum Manubrium hin nur vom Ectoderm in das Entoderm und nicht umgekehrt auswandern; die Tatsache jedoch, daß mit der fortschreitenden Entwicklung der Blastostyle und der Knospen die Eizellen im Ectoderm an Zahl abnehmen, dagegen im Entoderm der Knospen und namentlich in deren Manubrium zunehmen, beweist, daß die Einwanderung aus dem Ectoderm in das Entoderm zweifellos die Regel ist, und das Veröden der Keimstätte in den älteren Blastostylen beweist ferner, daß tatsächlich dort der Ausgangspunkt der Bildung und Wanderung der Eizellen ist.

Aus diesen Tatsachen ergibt sich, 1) daß die Eizellen allerdings im Ectoderm entstehen (Ishikawa), aber nicht in demjenigen der Medusenknospe, sondern im Ectoderm des Blastostyls innerhalb und außerhalb der Knospungszone, 2) daß sie sich schon an dieser Stelle differenzieren und ihre Entwicklung im Knospenectoderm fortsetzen. Mit andern Worten: in den weiblichen Stöcken von *Podocoryne carnea* befindet sich die Keimstätte nicht im Entoderm, sondern im Ectoderm, und die Keimzone nicht in der Medusenknospe, sondern im Blastostyl (Hydranth), und fällt dort im allgemeinen mit der Knospungszone zusammen.

De Varenne hat also in der Bestimmung der Keimzone Recht, irrt aber in der Annahme, daß das Entoderm die Keimstätte sei. Weismann hat beides, Keimstätte und Keimzone unsrer Polypen unrichtig bestimmt. Grobbens Ansicht, daß Keim- und Reifungsstätte der Eizellen im Ectoderm des Manubrium vereinigt seien, war schon durch die Beobachtungen von de Varenne und Weismann widerlegt.

Die Wanderung der Eizellen. Sobald es nun feststand, daß die Keimstätte der weiblichen *Podocoryne* von deren altbekannter Reifungsstätte im Ectoderm des Manubrium verschieden und entfernt ist, konnte es scheinen, daß die Eizellen dieses Polypen nur durch eine bestimmt vorgezeichnete Wanderung an ihr letztes Ziel zu gelangen vermochten. So hat denn auch Weismann gerade für die weibliche *Podocoryne* ganz bestimmte Angaben über diese Wanderung gemacht (Nr. 70, S. 68). Bis zur Vorstülpung des Spadix lägen die Eizellen ausschließlich im Entoderm der Knospe, zuerst in der Seitenwand, von wo aus sie aufwärts in die Basis der Radialkanäle einwanderten und diese umkreisend in die Spadixplatten gelangten. Nach der Erhebung dieser Platte zum Spadix durchsetzten die Eizellen die Grenzlamelle und gelangten in das Ectoderm des Manubrium, in dessen proximaler

Hälfte sie sich in vier interradialen Längsstreifen oder eben den Ovarien anordneten (a. a. O. S. 69).

Diese Wanderung vollzieht sich nach Weismann in einer ganz bestimmten Ordnung (a. a. O. S. 270—279). Erstens soll die Bewegung in einem bestimmten Reifezustande der Eizellen beginnen. Dies wird aber durch meine Beobachtungen widerlegt. Denn ich sah ebenso kleinste, halbdifferenzierte, wie größere Eizellen aus der ectodermalen Keimstätte in das Entoderm übertreten, und anderseits sehr viel größere und reifere Eizellen noch in jener Keimstätte zurückbleiben. Dies scheinen die größeren Eizellen zu bestätigen, die man an der untersten Grenze der Keimzone, also offenbar unmittelbar neben ihrer ectodermalen Ursprungsstätte im Entoderm antrifft. Denn entweder haben sie die letztere eben erst, also ebenfalls auf einer vorgerückten Entwicklungsstufe verlassen — was ich für das Wahrscheinliche halte — oder sie taten es allerdings im jüngsten Alter, haben aber alsdann die kaum begonnene Wanderung unterbrochen, um ruhend zu wachsen; das eine wie das andre widerspricht aber der Annahme Weismanns. Die Wanderung der Eizellen beginnt also nicht in einem bestimmten Zeitpunkt ihrer Differenzierung, sondern es setzen sich bald jüngere, bald ältere Eizellen in Bewegung.

Zweitens soll nach Weismann die »Marschroute« der Eizellen ganz genau vorgeschrieben sein, wie es namentlich bei *Podocoryne* deutlich hervortrete, wo alle Eizellen von demselben Ort, dem Magenentoderm der Knospe, herkommen und nach demselben Punkt, dem Ectoderm des Manubrium, hinwandern, keine von ihnen zurückbleibt oder einen andern Weg einschlägt (Nr. 70, S. 270). Daher verläßt auch die Eizelle die Körperschicht, in der sie wandert, nicht willkürlich hier und dort, sondern nur an ganz bestimmten Stellen (a. a. O. S. 275, 278). — Eine solche bestimmte Marschroute der Eizellen bis zu ihrem definitiven Ziel, dem ectodermalen Überzug des Manubrium, existiert jedoch nach meinen Untersuchungen nicht; es gibt vielmehr mehrere derartige Wege.

Vor allem beginnt die Marschroute, wie wir sahen, überhaupt nicht im Magenentoderm der Knospe, sondern der Ausgangspunkt ist die ectodermale Keimzone im Blastostyl, so daß der Weismannschen Marschroute unter allen Umständen der Übergang der bereits im Ectoderm differenzierten Eizellen in das Entoderm vorauszugehen hätte. Damit beginnt aber schon eine erste Divergenz der verschiedenen Wege. Denn jener Übergang der Eizellen aus einer Körperschicht in die andre erfolgt nicht an ganz bestimmten, sondern an

den verschiedensten Stellen von der Keimzone im Blastostyl an bis zum Niveau des Spadix in der Knospe hinauf. Auf dieser ganzen Strecke trifft man unverkennbare Eizellen in beiden Schichten, dem Ectoderm und dem Entoderm, und gelegentlich den Übergang selbst (Fig. 4—10, 15, 22).

Es ist nun allerdings eine Tatsache, daß die meisten Eizellen im Magenentoderm der Knospe und später im Spadix anzutreffen sind (Fig. 26, 28, 29, 34, 35, 39, 47), so daß naturgemäß die Strecke zwischen diesen beiden Teilen zuerst zu untersuchen wäre. — Nach Weismann geht der einzige auf dieser Strecke von den Eizellen benutzte Weg vom Magenentoderm durch die Basen der Radialkanäle und ihre Lichtung umkreisend in die Spadixplatte, so daß eine Einwanderung dorthin vor der Bildung der Radialkanäle, also während der angeblichen Existenz der primären Entodermlamelle überhaupt nicht stattfinde, und später die Interradien vermieden würden. Diese Annahme war aber nur die Folge der irrigen Vorstellung von der ersten Entwicklung der Medusenknospen. Wäre jene Entodermlamelle wirklich vorhanden, so fehlte natürlich ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen dem Magenentoderm und der Spadixplatte, also auch die Möglichkeit eines direkten Übergangs aus dem ersteren in diese Platte, und konnte scheinbar nur durch die später entstehenden Radialkanäle hergestellt werden (S. 11). Und wenn anderseits zugleich mit diesen Kanälen die die Interradien verschließenden sekundären Entodermlamellen (Umbrellarplatten) entständen, in denen allerdings niemals Eizellen anzutreffen sind, so blieb eben nichts andres übrig als jenen von Weismann angegebenen Weg für den allein benutzten zu erklären. Mit den irrigen Voraussetzungen dieser Vorstellung fallen aber natürlich auch die daran geknüpften Schlußfolgerungen. Da vom ersten Anfang der Medusenbildung an statt der legendären primären Entodermlamelle die vier Radialschläuche und zwischen und unter ihnen die beschriebenen direkten Übergänge vom Magenentoderm zur Spadixplatte existieren (s. S. 12), so stehen den im Magenentoderm befindlichen Eizellen diese beiden Wege, durch die Radialschläuche und die interradialen Brücken zu jeder Zeit offen und werden von ihnen auch tatsächlich benutzt.

Prüfen wir zuerst den durch die Basen der Radialschläuche (Radialkanäle aut.) führenden Weg. Daß er häufig eingeschlagen wird, unterliegt keinem Zweifel, da die Eizellen dort leicht nachzuweisen sind (Fig. 34, 40). Wenn aber Weismann weiter angibt, daß sie in den Basen angelangt die Kanäle umkreisen, so kann dies wohl nur so ver-

standen werden, daß sie, wie es am Ende die von ihm bevorzugten Längsdurchschnitte nahelegen, vorherrschend in der Außenwand der Kanäle anlangen und dann sie umkreisend in deren Innenwand geraten. Dem muß ich aber nach meinen Befunden widersprechen und zwar im besonderen Hinblick auf die später ersichtliche grundsätzliche Bedeutung dieser Frage. Tatsächlich habe ich in meinen zahlreichen Durchschnitten nur zweimal eine Eizelle mitten in der Außenwand eines Radialschlauches gesehen, die also den letzteren hätte umkreisen müssen, um ihr normales Ziel zu erreichen, während Eizellen in den Rändern und der Innenwand der Schlauchbasen eine häufige Erscheinung sind (Fig. 31, 40, 47). Daß aber diese Eizellen nicht aus der Außenwand, sondern von unten her an jene Plätze gelangten, und daß folglich die zwei Eizellen in der Außenwand von Radialschläuchen wirklich Ausnahmen sind, geht aus den folgenden Beobachtungen hervor.

In der proximalen Hälfte der Knospe bis zum Anfang der Täniolen oder Falten trifft man die Eizellen in jedem beliebigen Meridian (Fig. 15); von jenem Punkt an verteilen sie sich allmählich auf die soliden und später faltenförmigen Täniolen, um in diesen aufwärts zu wandern (Fig. 32, 44). Nun gehen diese Falten, wie ich schon beschrieb, so in die Radialschläuche über, daß sie sich paarweise über einer Magenrinne verbinden und dadurch die Innenwand des Schlauches herstellen, während die zwischen je zwei solchen Schlußstellen befindlichen breiten Faltenränder interradial unmittelbar in den Spadix aufsteigen. So versteht es sich, daß die Eizellen des Magenentoderms allerdings sehr häufig in die Basen der Radialschläuche, aber regelmäßig ohne sie zu umkreisen in deren Kanten oder deren Innenwand gelangen, die ja direkt in die Spadixplatte oder den Spadix übergehen (Fig. 28, 39, 47).

Dies könnte auf den ersten Blick als eine recht unwesentliche Korrektur des von Weismann angegebenen Weges erscheinen; bedeutsam ist aber der Umstand, daß die oben beschriebene Bahn eigentlich eine interradiale ist, und daß sie nicht nur durch die seitlichen Faltenblätter der Täniolen in die Radialschläuche, sondern auch durch die Faltenränder unter Umgehung der Schläuche geradenwegs zur Spadixplatte führt. Und tatsächlich benutzen, wie ich sehe, recht viele Eizellen des Magenentoderms diesen zweiten Weg, so daß dabei von einer Ausnahme gar nicht die Rede sein kann; um so weniger, als dies nicht die einzige Abweichung von der Weismannschen Marschroute ist.

Von allen Eizellen, die von ihrer Keimstätte im Blastostyl an im Ectoderm weiter wandern und so in die Knospen gelangen, treten anscheinend die meisten in der proximalen Hälfte der letzteren in das

platte Magenentoderm über, um dann einen der beschriebenen Wege zu ihrer Reifungsstätte einzuschlagen. Ein Teil von ihnen verbleibt aber noch weiter im Ectoderm und begibt sich dabei ebenso wie die Gefährten im Entoderm in die Interradien, um sie nicht wieder zu verlassen (Fig. 33, 44). Einige traf ich neben den offenen Faltenbuchten und gegen sie vorspringend, so daß die Annahme nahe genug liegt, daß sie dort das Ectoderm verlassen und in die Faltenbucht einrücken. In der Tat finden sich auch verhältnismäßig oft Eizellen, die in jenen Buchten ganz frei zwischen den beiden Faltenblättern aufwärts wandern, also sich genau auf demselben Wege befinden, auf dem die ectodermalen »Subumbrellarzipfel« hinabwachsen (Fig. 32, 40). Es ist daher auch nicht wunderbar, daß beide Teile zusammenstoßen, und die Eizellen dann unter Umgehung des Spadix direkt in die Zipfel und somit in das sich in sie fortsetzende Ectoderm des Manubrium einrücken, wie ich es mehrfach sah (Fig. 39, 46). Daneben dringen andre Eizellen in der Innenwand der Radialschläuche bis über die Spadixplatte oder die Basis des Spadix hinaus vor, um dann ebenfalls unter Umgehung des Spadix in ihre definitive Reifungsstätte, den Boden des Glockenkerns oder den Überzug des Manubrium, überzutreten (Fig. 31).

Nach diesen Befunden würde also eine nicht geringe Anzahl von Eizellen vom Außenectoderm der Knospe durch die interradialen Zwischenräume der täniolaren Faltenblätter und der Radialschläuche ihre ectodermale Reifungsstätte direkt erreichen, ohne das Entoderm zu durchsetzen. Allerdings könnten manche Einwendungen dagegen erhoben werden. Eine solche könnte einmal den folgenden von mir gemachten Beobachtungen entnommen werden. Gelegentlich habe ich einige Eizellen im Ectoderm der Knospe noch höher hinauf als in den schon besprochenen Fällen und zwar wieder in den Interradien angetroffen, so in der mittleren Höhe der Glockenhöhle, ja selbst mehr als einmal zwischen den Basen der Randwülste (Fig. 33, 57). Daß diese »verirrten« Eizellen dennoch imstande gewesen wären, auf gewissen Umwegen zu ihrem normalen Ziel zurückzukehren, an dem sie dicht vorbei gewandert waren, halte ich für unwahrscheinlich und glaube vielmehr, daß sie früher oder später in der Umbrella zugrunde gehen. Daraus könnte man vielleicht schließen wollen, daß auch die bis an die Faltenbuchten der Täniolen im Ectoderm vorgedrungenen Eizellen demselben Schicksal entgegengingen und gar nicht zum Übertritt in das Manubrium bestimmt wären. Dagegen ist aber zu bemerken, daß unter dieser Voraussetzung recht viele Eizellen in den distalen Abschnitten der Umbrella angetroffen werden müßten, was jedoch

nicht der Fall ist; wogegen der Übergang der fraglichen Eizellen aus dem Außenectoderm in die Faltenbuchten teils direkt beobachtet werden kann und anderseits durch die in den Buchten vorkommenden gleichen Eizellen sehr wahrscheinlich wird.

Weiter könnte eingewendet werden, daß die zuletzt genannten Eizellen, statt aus dem Ectoderm zu kommen, ebenso gut sich aus dem Epithelverband des anliegenden Entoderms herausgelöst haben könnten. Wenn ich aber auch diesen Einwand gelten lassen wollte, so wäre er doch für die allgemeine Frage nach den Wanderungswegen der Eizellen von geringer Bedeutung, weil der nachweisbare Übertritt derselben aus den Faltenbuchten in die Subumbrellarzipfel unter allen Umständen einen neuen Weg bezeichnete. Auf der andern Seite kann ich als ein schwer wiegendes Indicium gegen jenen Einwand und für meine erste Darstellung hier schon anführen, daß bei den männlichen Medusen von *Podocoryne carnea* der Weg der Keimzellen aus dem Außenectoderm in das Manubrium ausschließlich durch die Subumbrellarzipfel führt (s. u.). Es dürfte also dieser selbe Weg auch von den Eizellen häufiger benutzt werden, als es gelingt, ihren Übertritt aus dem Außenectoderm in die Subumbrellarzipfel unmittelbar zu beobachten.

So gelangen wir also zum Ergebnis, daß die in die Medusenknospe einwandernden Eizellen mindestens vier verschiedene Wege einschlagen: Magenentoderm, Basen der Radialschläuche, Spadix, Ectoderm des Manubrium — Magenentoderm, Spadix, Ectoderm des Manubrium — Magenentoderm, Radialschläuche, Ectoderm des Manubrium — Außenectoderm, Ectoderm des Manubrium. Daneben kommen nicht selten verirrte Eizellen vor, die ihr Ziel überhaupt nicht erreichen, wozu außer den im Außenectoderm verbleibenden noch andre gehören mögen, die in den Radialschläuchen zu hoch hinaufsteigen (Fig. 47), was ja schon DE VARENNE annahm.

Damit ist aber die Frage nach der Wanderung der Eizellen keineswegs erledigt. Da WEISMANN die ersten Eizellen in solchen Medusenknospen von *Podocoryne* antraf, an denen die Bildung des Glockenkerns bereits begonnen hatte (Nr. 70, S. 67), und folglich seine Vorstellung von der Wanderung der Eizellen sich nur auf die Befunde an solchen und älteren Knospen stützte, so beschränkte sich meine abweichende Darstellung bisher auf dieselben Entwicklungsstufen. Nun kommt aber hinzu, daß, wie ich nachgewiesen habe, die Keimzone der weiblichen *Podocoryne* sich nicht in den Medusenknospen, sondern im Blastostyl befindet, und daß daher Eizellen schon in die allerjüngsten Knospen

einwandern können, und zwar unter Umständen, die ein neues Moment zu der ganzen Frage liefern.

Da die Keimzone in der Regel teilweise, oft aber auch ganz mit der Knospungszone zusammenfällt, befinden sich deren Eizellen, ob sie nun im Ectoderm oder im Entoderm liegen, meist schon an denselben Stellen, wo erfahrungsmäßig Knospen hervorwachsen. Sobald letzteres geschieht, gelangen die im Bereich der Ausstülpung gelegenen Eizellen ganz passiv in die Knospe, teils sofort, teils im weiteren Verlauf des Ausstülpungsvorgangs. Und die Erfahrung lehrt, daß dieser frühe Import von Eizellen in die Knospen keine Ausnahme, sondern eine häufige Erscheinung ist (Fig. 4, 6, 7). Natürlich hängt es vom Zufall ab, an welche Stelle der Knospe die einzelne Eizelle durch jene passive Einfuhr gerät. Sind es die Seitenteile der Knospe, so können sich die schon beschriebenen verschiedenen Wege zur Reifungsstätte anschließen; ist es aber der Scheitel der Knospe, so ist jede weitere Wanderung der Eizelle ausgeschlossen. Denn der Scheitel des Entoderms wird ja durch die weitere Entwicklung der Knospe zur Spadixplatte und zum Spadix, von dem die Eizellen nur noch in das anliegende Ectoderm des Manubrium überzutreten haben; und der Scheitel des Ectoderms derselben jüngsten Knospen enthält in seiner tieferen Schicht, wo die importierten Eizellen normalerweise lagern, die Anlage des Glockenkerngrundes oder des Manubriumectoderms selbst[1]. Kurz, neben den gewöhnlichen Wanderungen der Eizellen von *Podocoryne* zu ihrer Reifungsstätte gibt es noch einen rein passiven Import derselben bis an ihr letztes Ziel, wobei alle beschriebenen Wege ausgeschlossen sind, und als einziges Movens der Ortsveränderung bei völliger Ruhe der Eizellen das Wachstum und die Entwicklungsvorgänge der Knospe erscheinen. Dies lenkt aber unsere Aufmerksamkeit notwendig auf

Die Ursachen der Wanderung der Eizellen. Wir sahen, daß Weismann gerade für *Podocoryne* eine völlig gebundene Marschroute für die zu ihrem Ziel hinwandernden Eizellen annahm (S. 23). Zur Erklärung dieser merkwürdigen Erscheinung stützte er sich teilweise auf seine Theorie der Keimstätteverschiebung und teils auf die analogen Erscheinungen bei den Wandervögeln und Wanderzellen. Nach jener Theorie fiel ursprünglich bei allen vollkommenen Hydromedusen die Keimstätte mit der Reifungsstätte im Ectoderm des Manubrium zusammen; dort ordneten sich die Eizellen in den vier Interradien

[1] Bei den später zu beschreibenden Medusen von *Pennaria cavolinii* ist diese passive Verlagerung der Eizellen sogar meistens der einzige Weg zu ihrer Reifungsstätte.

an, nicht durch passive Wachstumsbewegungen, sondern vermittels einer Eigenbewegung »als Reaktion auf feinste Druckempfindungen« (Nr. 70 S. 278, 279), was an einer andern Stelle als »Willen oder Bewegungsinstinkt der Zellen« bezeichnet wird (S. 276). Dann begann aber eine phyletische Verschiebung der Keimstätte rückwärts, bei *Podocoryne* insbesondere in das Magenentoderm der Knospe, während die Reifungsstätte dieselbe blieb. Mit dieser Verschiebung entwickelte sich »die Gewohnheit der Keimzellen, gewisse Zeit nach ihrer Differenzierung wieder nach der althergebrachten Reifungsstätte zurückzukehren und diese Gewohnheit vererbte sich« (S. 272). Mit diesem vererbten Bewegungsinstinkt vermochten sie ihr Ziel, die Reifungsstätte, zu erreichen, indem sie »die Direktion instinktiv in sich tragen« (S. 275).

Die Voraussetzung Weismanns, daß alle Eizellen von *Podocoryne* durch aktive Wanderung von demselben Punkte und stets auf einem einzigen Wege zur Reifungsstätte gelangen, hat sich allerdings als irrig erwiesen, indem einige Eizellen dieses Ziel ganz passiv, ohne jede Eigenbewegung, die Mehrzahl immerhin auf mehreren verschiedenen Wegen erreichen. Dies macht aber die angegebene Hypothese noch nicht von vornherein gegenstandslos, da eben für jene Mehrzahl von Eizellen eine bestimmt gerichtete Eigenbewegung nicht schlechthin in Abrede gestellt werden kann. Doch ist für eine vollständige Klärung dieser Erscheinungen der Vergleich mit allen analogen Vorkommnissen bei andern Hydropolypen unerläßlich; und daher beschränke ich mich hier auf diejenigen Punkte, die sich aus der Entwicklungsgeschichte der Medusen und den Schicksalen ihrer Eizellen bei *Podocoryne carnea* erläutern lassen.

Über die passive Ortsveränderung derjenigen Eizellen, die nach meinen Befunden von ihrer ectodermalen Keimstätte im Blastostyl unmittelbar zum Scheitel der Knospe emporgehoben werden, bleibt hier nicht viel zu sagen übrig. Die Wachstumsbewegung des Ectoderms, die sie an jene Stelle bringt, verlagert sie auch weiterhin an das letzte Ziel, das Ectoderm des Manubrium (S. 28); eine Eigenbewegung derselben wäre dazu nicht nur überflüssig, sondern würde sie vermutlich bloß von der normalen Bahn ablenken. Dasselbe gilt für die, wie es scheint, noch häufigeren Fälle, in denen die Eizellen denselben Weg im Entoderm zurücklegen, wobei nur der gleich näher zu beschreibende Übergang aus einer Körperschicht des Blastostyls und der Knospe in die andre Schicht am Anfang und Ende des Weges eine Ausnahme von der passiven Ortsveränderung zu bilden scheint. Daß nun aber bei allen diesen passiven Transporten der Eizellen nicht bloß die Wachs-

tumsbewegung der Knospe an sich wirksam ist, liegt auf der Hand; denn das Einhalten des normalen Weges bis zu dem stets gleichen Ziel ist ein Erfolg der richtenden Tätigkeit der bestimmten und stets gleichen Entwicklungsvorgänge (Formbildung der Knospe, des Glockenkerns, des Manubrium), also derjenigen Bedingungen, die nicht nur die Formbildung eines Körperteils, eines Organs, sondern auch den Transport und die definitive Lagerung der einzelnen Zellen bestimmen. Ich behalte dafür den schon vor Jahren von mir gebrauchten Ausdruck »Formbedingungen«.

Für die aktive Ortsveränderung der Eizellen sprechen zunächst ihre häufigen Übergänge aus einer Körperschicht in die andre. Nachdem ich selbst die Eizellen von *Eudendrium* in beiden Körperschichten des Polypen angetroffen (Nr. 28) und Kleinenberg am lebenden Objekt nachgewiesen hatte, daß sie aus dem Ectoderm ins Entoderm und zurück wandern (Nr. 48), wird diese Tatsache überall dort anerkannt, wo die Eizellen in beiden Körperschichten angetroffen werden. Aber gerade jene einzigen unmittelbaren Beobachtungen von Kleinenberg beweisen schon, daß jener aktive Wechsel der Lagerstätte der Eizellen mit einer gebundenen Marschroute nichts zu tun hat, und meine Beobachtungen an *Podocoryne* bestätigen dies auf das vollständigste, da der Wechsel an verschiedenen Stellen erfolgen oder ganz unterbleiben kann (S. 23, 26). Dagegen ist er zweifellos der sicherste Beweis für die Fähigkeit wenigstens junger Eizellen zu aktiven Ortsveränderungen, die denn auch während der eigentlichen Wanderungen der ersteren in der Knospe ohne weiteres zugegeben werden müssen. Nur läßt sich eine gleichzeitige Konkurrenz der passiven Ortsveränderung durch die wachsenden Körperschichten und Teile der Knospe gar nicht in Abrede stellen. Denn dieses Bewegungsmoment, das bei der Ortsveränderung der ersten apicalen Eizellen sich als das ausschließliche ergab, bleibt natürlich und nachweislich auch während der Wanderung der etwas später in die Knospen eingetretenen Eizellen in Wirksamkeit und muß daher notwendigerweise auch die Eigenbewegung der letzteren beeinflussen. Da nun vollends die Wachstumsbewegung der jüngsten Knospen tatsächlich distalwärts vom Blastostyl, also genau ebenso gerichtet ist, wie die Wanderung jener Eizellen, so fehlt jede Nötigung, ihnen für diese Richtung einen besonderen »Instinkt« zuzuschreiben, statt einfach in der bestimmten Bewegung der Knospenmasse eine Direktion, eine erste »Formbedingung« für die Selbstbewegung der einzelnen Eizelle anzuerkennen.

Und nicht anders liegt die Sache während der weiteren Wanderung

derselben Zellen. Anfangs ist sie, wie ich hervorhob, einfach distalwärts gerichtet, ohne Bevorzugung einzelner Meridiane der Knospe (S. 25). Weiter oben werden aber die im Entoderm befindlichen Eizellen in die Täniolen abgelenkt, wofür mir der Grund sehr nahe zu liegen scheint; denn die interradialen Täniolen bedeuten zweifellos Wachstumsmaxima, gegen die ein Teil der Wachstumsbewegung der benachbarten radialen Streifen abgelenkt sein muß, was wiederum eine neue Formbedingung für die gleichsinnige Ablenkung der etwa in den Radien aufsteigenden Eizellen darstellt. Allerdings kommen seltene Ausnahmen vor, wo eine solche Ablenkung unterbleibt (S. 25); diese wie die übrigen fehlgegangenen Eizellen beweisen aber nicht mehr als sonstige Ausnahmen, daß nämlich die Regel im organischen Geschehen eben kein starres Prinzip ist. Einmal in den Täniolen angelangt, werden die Eizellen in einfachster Weise dadurch in die Spadixplatte oder den Spadix übergeführt, daß die Täniolen in diese letzteren Entodermteile einbezogen werden und deren Wachstum unterhalten (S. 14).

So erklärt sich gerade die von Weismann allein angenommene Marschroute der Eizellen im Entoderm der Knospe in einfachster und natürlichster Weise: sie werden wesentlich passiv, also mechanisch vorgeschoben und durch die gesetz- und regelmäßigen Formbedingungen der Knospenentwicklung wiederum rein mechanisch in die bestimmte, zum Manubrium führende Richtung gebracht und darin erhalten, ohne daß irgendeine und gar jene Hypothese vom Instinkt der Eizellen sich vernotwendigte. — Allerdings ist der letzte Schritt ihrer Wanderung, der Übergang aus dem Spadix oder den Radialschläuchen in das Ectoderm des Manubrium noch unerwähnt geblieben. Eine mechanische Erklärung für diesen Vorgang kann ich hier noch nicht geben, weil es dazu umfassender Vergleiche mit analogen Erscheinungen bei andern Hydropolypen bedarf, was erst am Schluß dieser Arbeit ausgeführt werden kann. Es genügt aber auch vorläufig die Überlegung, daß, wenn jene Hypothese vom Instinkt der Eizellen sich für ihre ganze übrige Wanderung als völlig überflüssig erweist, es an jedem Motiv fehlt, sie für jenen letzten Akt in Anspruch zu nehmen. Denn nicht die Bewegung der Eizellen an sich verlangte eine Erklärung, sondern ihr regelmäßiger Weg bis an das Manubrium-Ectoderm; und dafür liegt nunmehr eine genügende sachliche Erklärung vor.

Vollends unzulässig erscheint endlich jene Hypothese durch den Umstand, daß dabei überhaupt nur ein Teil aller in die Knospen gelangender Eizellen in Betracht kommt. Denn der Weismann allein bekannt gewordene Weg derselben durch das Entoderm wird von allen

den Eizellen vermieden, die entweder von der Keimzone aus in das Scheitelectoderm der Knospe und von da in das Manubrium rein passiv verlagert werden, oder aus dem Außenectoderm der Knospe direkt in die ectodermalen Subumbrellarzipfel übertreten. Auch ist es leicht verständlich, daß diese letzteren Eizellen ebenso wie die im Entoderm wandernden lediglich durch die Formbedingungen der wachsenden Knospe dirigiert werden. Ihr Einrücken in die Interradien des Außenectoderms wird dadurch bedingt, daß dieses den entodermalen Täniolen entsprechend sich in mehr oder weniger vorspringenden interradiale Leisten verdickt und die Eizellen daher ebenfalls dorthin ablenkt (Fig. 32, 33); und dann bieten die offenen Täniolenfalten den ihnen gegenüberliegenden Eizellen einen natürlichen locus minoris resistentiae, in den sie hineinschlüpfen und dabei auch schon auf die Subumbrellarzipfel stoßen, in die sie alsdann auch wirklich eintreten.

Wie man sieht, findet sich unter den tatsächlich beobachteten Vorgängen während der Wanderung der Eizellen kein Punkt, wo die Hypothese Weismanns irgendwie notwendig erschiene. Ja, selbst wenn eine natürliche und empirische Erklärung des einzelnen Vorgangs ganz fehlte, bliebe jene Hypothese schon deshalb bedenklich, weil der angebliche Instinkt der Eizellen gar nicht als ein stets und gleich wirkender gedacht werden könnte. Was veranlaßt ihn denn völlig zu ruhen, wenn die Lage einer Eizelle in der Keimzone sie dazu bestimmt, an den Scheitel einer Knospe gehoben zu werden, da er von diesen erst bevorstehenden Lagebeziehungen doch nicht schon beeinflußt sein kann? Was veranlaßt ihn in den übrigen Fällen unter den mehrfachen, gleichzeitig offenstehenden und auch wirklich benutzten Wegen einen zu wählen und sich diesem besonders anzupassen?

Anderseits ist es leicht zu verstehen, warum Weismann das Bedürfnis empfand, seine Hypothese aufzustellen. Er kannte nur die wirklich wandernden und sich scheinbar genau an einen einzigen Weg haltenden Eizellen, deren Ziel ihm zudem ihre ursprüngliche Keimstätte zu sein schien. Eine solche merkwürdig geregelte und determinierte Wanderung mochte ohne eine noch so gewagte Hypothese völlig unerklärlich erscheinen. Mit dem Bekanntwerden der tatsächlichen Vorgänge, der Passivität eines Teils der Eizellen, der verschiedenen Wege der übrigen wandernden Eizellen und der sie dabei leitenden Knospenentwicklung wird die Hypothese, wie so oft in ähnlichen Fällen, überflüssig und selbst unmöglich.

Trotz allem könnte es immer noch wunderbar, d. h. erklärungsbedürftig erscheinen, daß die von mir angeführten Formbedingungen

des Wachstums und der Entwicklung der Medusenknospen von *Podocoryne carnea* sowohl bei der aktiven wie der passiven Ortsveränderung der Eizellen und auf den verschiedensten von ihnen eingeschlagenen Wegen stets denselben Erfolg erzielen. Ich glaube aber, daß dies nicht wunderbarer ist als jede andre ständige Einrichtung eines Organismus und sich wie überall dadurch erklärt, daß die Ursachen der fraglichen Erscheinung, hier also die genannten Formbedingungen, stammesgeschichtlich und allmählich fixiert sind. Diese Auskunft ist natürlich erst dann wirklich befriedigend, wenn diese stammesgeschichtliche Entwicklung veranschaulicht werden kann, wie es für die Hydromedusen in einem späteren Abschnitt geschehen soll. Hier muß vorläufig die Einsicht genügen, daß die Erklärung der einzelnen Ontogenese nicht in ihr allein gesucht, sondern nur von einer vergleichenden Entwicklungsgeschichte aller verwandten Formen erwartet werden kann.

Die wandernden Eizellen von *Podocoryne carnea* bewegen sich teils aktiv, teils werden sie durch das Wachstum der sie enthaltenden Knospenteile passiv fortbewegt. Dabei erreichen sie normalerweise auf den verschiedensten Wegen dasselbe Ziel, das Ectoderm des Manubrium, nicht durch irgendeinen Instinkt, sondern nur dadurch, daß die mechanischen Formbedingungen der Knospenentwicklung die Bewegung überall auf jenes gemeinsame Ziel richten.

Auch für die interradiale Anordnung der Eizellen im Ectoderm des Manubrium wollte Weismann den Instinkt verantwortlich machen (S. 28, 29). Man wird aber über die wirklichen Ursachen dieser Anordnung nicht im Zweifel sein, wenn man weiß, daß beinahe alle Eizellen in den Interradien dahin gelangen und ebendort sich alsbald die interradialen Täniolen des Manubrium entwickeln, deren richtende Tätigkeit nur dieselbe sein kann wie im Magenentoderm (Fig. 48, 49, 52).

C. Die Entstehung der Hoden.

De Varenne hat die Keimstätte der männlichen Geschlechtszellen von *Podocoryne* ebenso wie diejenige der Eizellen im Entoderm des Blastostyls zu sehen geglaubt (Nr. 67, S. 674). Weismann bestritt dies und gab an (Nr. 70, S. 70), daß die Samenzellen unsrer Medusen erst im Ectoderm des Manubrium entstehen und zwar so, daß einzelne Zellen dieses anfangs einschichtigen und indifferenten Epithels anschwellen und einen vergrößerten Kern mit dunklerem Nucleolus bekommen; durch

die rasche Vermehrung dieser Zellen entstehen dann die mehrfach geschichteten interradialen Hoden. Thallwitz glaubte Weismann bestätigen zu können (Nr. 65, S. 424). — Nach meinen Befunden ist der Widerspruch Weismanns gegen de Varenne durchaus berechtigt; von einer Einwanderung der Samenzellen aus dem Spadix in dessen ectodermalen Überzug habe ich nirgends eine Spur gesehen. Aber auch Weismanns und Thallwitzs positive Angabe kann ich nicht bestätigen.

Nachdem das Manubrium in den männlichen Medusenknospen angelegt ist, bleibt sein ectodermaler Überzug noch einige Zeit einschichtig; doch platten sich seine Zellen so weit ab, daß ihre Kerne entsprechende Vorragungen der freien Oberfläche verursachen (Fig. 61). Eine weitere Veränderung erscheint erst bei solchen Knospen, die schon Randwülste besitzen. Das Epithel hat sich in den Interradien etwas verdickt und besteht aus einer dünneren, äußeren Lage, die noch mit dem ursprünglichen Epithel übereinstimmt, und einer etwas unregelmäßigen, tiefen Zellenlage, deren rundlicheckige und größere Zellen eine dunkle Plasmazone um den großen Kern besitzen (Fig. 62). Die äußeren Zellen keilen sich teilweise zwischen die tieferen ein. Später vermehren sich die letzteren sehr rasch und erheben dadurch das Epithel zu vier interradialen Polstern oder eben den Hoden (Fig. 63). Die Hodenanlagen von *Podocoryne* bestehen also nicht einfach aus Samenzellen, sondern aus diesen und einem sie deckenden und stützenden Gewebe, worin sie gewissermaßen eingebettet sind.

Diese von Weismann nicht hervorgehobene Sonderung spricht natürlich für sich allein nicht dagegen, daß beide Zellenarten von dem ursprünglich einfachen manubrialen Ectoderm herstammten. Ich vermisse aber erstens einen Übergang von dem einfachen Epithel zu dem folgenden Zustand; die ersten Samenzellen erscheinen nicht als vergrößerte Elemente innerhalb der einfachen Zellenlage, wie es Weismann zeichnet (Nr. 70, Taf. XIX, Fig. 10), sondern, wie ich deutlich zu erkennen glaube, gleich unter der beschriebenen äußeren, dünnen Zellendecke, so daß ihre lokale Entstehung nach diesem Befunde mindestens unsicher bleibt. Den Ausschlag geben aber folgende, mehrfach wiederholte Beobachtungen.

Kurz vor dem Erscheinen der ersten Spermatoblasten im Manubrium zeigen die Subumbrellarzipfel der männlichen Medusenknospen von *Podocoryne* eine merkwürdige Verbindung mit dem Außenectoderm. Ihre Enden liegen dem letzteren nicht bloß dicht an, sondern hängen mit ihm kontinuierlich zusammen, und zwar durch eine kleine kom-

pakte Zellenmasse, deren Kerne durchaus denen der beschriebenen Samenzellen gleichen (Fig. 61). Diese Zellenmasse liegt halb im Außenectoderm, wo sie von der Umgebung bisweilen scharf abgegrenzt ist, und halb im Subumbrellarzipfel selbst. Ist dieser Zusammenhang naturgemäß nur auf Längsdurchschnitten unzweideutig zu erkennen, so beweisen anderseits Querdurchschnitte, daß jene Samenzellenmasse tatsächlich in der Faltenbucht der Täniolen liegt (Fig. 60). — Da dies alles mehrfach beobachtet wurde, so handelt es sich nicht um eine Abnormität oder ein vereinzeltes täuschendes Bild, sondern um eine normale Erscheinung, die nur so gedeutet werden kann, daß in den Interradien des Außenectoderms der männlichen Medusenknospen Spermatoblasten entstehen, die direkt in die Subumbrellarzipfel und das manubriale Ectoderm übertreten.

Nun wäre es ja immer noch möglich, daß die Samenzellen von *Podocoryne* daneben noch an andern, von mir übersehenen Stellen, z. B. im manubrialen Ectoderm selbst, entstehen (Weismann); ich kann mich aber einstweilen nur an die mitgeteilten Beobachtungen halten, wonach die männlichen Podocorynen allerdings eine ectodermale Keimstätte besitzen, die aber nicht auf das Manubrium beschränkt ist, sondern sich im Außenectoderm der Knospe befindet.

Der unmittelbare Übergang der Samenzellen aus diesem Außenectoderm in die Subumbrellarzipfel bestätigt in erfreulicher Weise, daß die analoge Erscheinung in den weiblichen Medusenknospen (S. 26, 27) keine Anomalie darstellt. — Über die »Wanderung« der Samenzellen von ihrer Keimstätte bis zu ihrer Reifungsstätte ist kaum etwas zu sagen, da sie nur in einer einzigen, ununterbrochenen Zellenschicht erfolgt und eine so kurze Strecke umfaßt, daß sie eigentlich nur in einer Verschiebung der Keimzellenmasse über die Grenze des Außenectoderms besteht.

Ich habe die Entwicklung der Hydromedusen noch an mehreren andern Arten der Athecata verfolgt und gefunden, daß sie im ganzen mit derjenigen von *Podocoryne carnea* übereinstimmt. Es wird daher genügen, wenn ich über diese weiteren Befunde in abgekürzter Form berichte und hauptsächlich nur die Besonderheiten oder Abweichungen der einzelnen Arten hervorhebe.

2. Syncoryne sarsi (Taf. IV).

Die grundlegende Darstellung von der Entwicklung der Hydromedusen, die wir L. Agassiz verdanken, bezieht sich, wie bereits

angegeben wurde (S. 2), auf eine *Syncoryne*, die entweder mit der von F. E. Schulze untersuchten *Syncoryne sarsi* identisch ist oder ihr sehr nahe steht. Trotzdem weichen die Angaben von Agassiz, dem sich Weismann für *Syncoryne sarsi* anschließt, von denen Schulzes merklich ab (s. S. 4). — Nach meiner eignen Untersuchung kann ich aber keine dieser Darstellungen ganz bestätigen; denn die Medusen von *Syncoryne sarsi* entwickeln sich in der Tat genau ebenso wie diejenigen von *Podocoryne*.

Die dicht an der Basis des Hydranthenköpfchens hervorsprossenden Knospen sind kugelig und von ihm durch eine Einschnürung abgesetzt (Fig. 64). Ihre innere Entwicklung beginnt weder mit dem Glockenkern, noch mit einer primären Entodermlamelle, sondern mit den zipfelförmigen ersten Anlagen der vier Radialschläuche. Man kann ihre getrennten Kuppen deutlich erkennen, bevor eine Spur von einem Glockenkern zu finden ist, so daß an der selbständigen und namentlich vom Glockenkern unabhängigen Bildung der Radialschläuche und an der Abwesenheit eines zweischichtigen Entodermbechers nicht gezweifelt werden kann. Sobald der Glockenkern sich zwischen die weiter auswachsenden Schläuche eingesenkt hat, erscheinen seine Zellen sehr deutlich radiär gestellt (Fig. 65). Auch an diesen jungen Knospen, die kaum größer sind als die zuerst beschriebenen, kann ein mittlerer Längsdurchschnitt, der den Glockenkern und zwei einander gegenüberliegende Radialschläuche getroffen hat, eine zweischichtige, primäre Entodermlamelle vortäuschen, bis die Durchsicht der ganzen Serie die Diskontinuität der Lichtung des vermeintlichen Bechers aufdeckt. Noch besser zeigen sich die getrennten Radialschläuche in Serien mit interradialer Schnittrichtung (Fig. 66).

Wie bei *Podocoryne* ist der Glockenkern vierkantig; doch stehen die Schläuche nicht selten so weit auseinander, daß die dazwischenliegenden Kanten des Glockenkerns sich merklich abstumpfen (vgl. *Tubularia, Obelia, Clytia*). Eine Verbindung zwischen ihnen und dem ihnen anliegenden Außenectoderm findet niemals statt, wogegen ihre unmittelbaren Fortsetzungen, die vier Subumbrellarzipfel, eine solche Verbindung in gewissen Fällen allerdings eingehen (s. u.). — Der Spadix stülpt sich früher aus als bei *Podocoryne* und ebenso erreicht der subumbrellare Sack sehr bald den Grund der Knospe, so daß deren Stiel aufs äußerste verkürzt ist. Die Bildung der Umbrellarplatten und des Ringkanals, des Velum und der Organe des Glockenrandes geht im allgemeinen ebenso vor sich wie bei *Podocoryne*. Die Fig. 68 zeigt noch deutlicher als die entsprechenden Durchschnitte von *Podo*

coryne (Fig. 53), daß der über der Velumanlage befindliche Raum keine von einem ununterbrochenen Rande umschlossene Einstülpung ist; denn da der Schnitt nur links durch einen Randwulst, rechts aber interradial zwischen zwei solchen Wülsten hindurchgeht, fehlt dort eine seitliche Begrenzung der vermeintlichen Einstülpung vollständig. Endlich wäre noch zu bemerken, daß die Tentakel der Medusenknospen von *Syncoryne* von Anfang an hohl sind.

Abgesehen von der merkwürdigen Beobachtung von Agassiz, daß seine *Syncoryne mirabilis* im Anfange des Jahres frei werdende Medusen, zum Ende der Brutzeit jedoch unvollkommene Medusenknospen erzeugt, die während ihres sessilen Lebens geschlechtsreif werden (Nr. 1, S. 189, 203)[1], wird wenigstens für *Syncoryne sarsi* übereinstimmend angegeben, daß ihre Medusen erst lange nach ihrer Ablösung geschlechtsreif werden und daß die beiderlei Geschlechtsprodukte im ectodermalen Überzug des Manubrium entstehen. Weismann fügt hinzu, daß dieser Überzug auch bei den ältesten Knospen einschichtig sei. — Danach wäre es aussichtslos, in den Medusenknospen von *Syncoryne sarsi* nach irgendwelchen Keimzellen oder Anlagen der Gonaden zu suchen. Dies trifft aber nicht zu.

Der Epithelüberzug des Manubrium verhält sich bei allen Knospen von *Syncoryne sarsi* im allgemeinen ebenso wie bei den männlichen Medusenknospen von *Podocoryne*. Anfangs ist er eine einfache Zellenlage; dann wird er vacuolisiert und aufgelockert, und in den vier Interradien mehr oder weniger verdickt. Dort sieht man auch über und zwischen den tieferliegenden, etwas größeren Zellen das zellige Zwischengewebe, das ich bereits von *Podocoryne* beschrieb, so daß man in jenen neu auftretenden größeren Zellen ebenfalls Keimzellen erblicken darf. Bei genauerer Untersuchung lassen sich aber doch zwei Typen dieser Sonderung unterscheiden. 1) In der Mehrzahl der von mir untersuchten *Syncoryne*-Stöckchen zeigte sich die fragliche Sonderung erst bei den ältesten Medusenknospen, deren Tentakel schon in die Subumbrellarhöhle vorgedrungen sind, und ferner in geringerem Grade entwickelt[2]; weiterhin verwischen sich die interradialen Verdickungen und in den ältesten Medusen mit fertiger, gallerthaltiger Umbrella ist das Epithel ganz gleichmäßig und im Bereich der größten Erweiterung des birnförmigen Manubrium deutlich mehrschichtig. Die Zellen sind aber

[1] Nach Hincks (Nr. 45, S. 55) ist die von Wright beschriebene ebenfalls sessile Medusen tragende *Syncoryne gravata* mit der Agassizschen Form identisch.

[2] Vielleicht hatte Weismann gerade ein solches Stöckchen vor sich, dessen größte Medusenknospen aber noch nicht so alt waren wie die hier beschriebenen.

kleiner als früher. 2) In den übrigen Stöckchen hatte die Sonderung viel früher begonnen, nämlich vor dem Auftreten der Randwülste; die tieferliegenden Keimzellen sind größer als in den vorher beschriebenen Fällen und behalten diese Größe auch in älteren, mit Tentakeln versehenen Knospen (Fig. 70), während gleichzeitig die interradialen Verdickungen desselben Epithels deutlicher hervortreten.

Diese Verschiedenheit der Sonderung des äußeren Manubriumepithels würde kaum eine besondere Beachtung beanspruchen können, wenn nicht die beiden von mir unterschiedenen Typen nicht noch mit andern Merkmalen ausgestattet wären. Bei den unter 1) beschriebenen Medusenknospen, deren Manubriumüberzug am längsten indifferent bleibt, sind die Subumbrellarzipfel mit dem Außenectoderm verlötet, und in dem letzteren liegt an derselben Stelle, gerade so wie bei der männlichen *Podocoryne*, ein Haufen von zusammengedrängten und etwas dunkleren kleinen Zellen (Fig. 71), deren Einwanderung in die Zipfel und mithin in jenen Überzug des Manubrium wahrscheinlich ist und nur infolge der geringen Sonderung der Zellen und ihrer Kleinheit nicht verfolgt werden kann. Diese Übereinstimmung mit der männlichen *Podocoryne* macht es schon mehr als wahrscheinlich, daß die Medusenknospen 1 von *Syncoryne sarsi* ebenfalls männliche und ihre aus dem Außenectoderm in das Manubrium einwandernden Keimzellen Samenzellen sind. Zur Gewißheit wird dies aber durch eine nähere Untersuchung der andern Knospen erhoben.

In den Knospen 2 ist die Verbindung der Subumbrellarzipfel mit dem Außenectoderm kaum angedeutet, und in den letzteren fehlen die als Samenzellen angesprochenen dichten Zellengruppen vollständig. Dagegen fand ich solche Zellen, wie sie im Grunde des Manubriumüberzugs vorkommen, auch im interradialen Entoderm unter dem Spadix und in diesem selbst (Fig. 67), und habe sogar den Übertritt derselben aus dem Spadix in das Außenepithel des Manubrium direkt beobachtet (Fig. 69). Dies charakterisiert sie hinlänglich als Keimzellen; und nachdem ich in den schon beschriebenen jungen Medusenknospen unsrer *Syncoryne* zwei ganz unzweideutige Eizellen innerhalb des Magenentoderms angetroffen habe (Fig. 65, 66), halte ich es für sicher, daß auch die vorher beschriebenen entodermalen Keimzellen jüngste Eizellen sind. Dies bestätigt aber den männlichen Charakter der Knospen 1.

Bei *Syncoryne sarsi* wandern also Samenzellen aus dem Außenectoderm der Medusenknospen in die Subumbrellarzipfel ein, während Eizellen aus dem Magenentoderm in

den Spadix und durch diesen erst in dessen ectodermalen Überzug gelangen.

3. Bougainvillea fruticosa (Taf. IV).

Sowie Agassiz die Entwicklung der Medusen von *Bougainvillea superciliaris* mit derjenigen von *Syncoryne mirabilis* übereinstimmend fand (Nr. 1, S. 290), so verläuft nach Weismann auch die Medusenbildung von *Bougainvillea ramosa* ganz ähnlich wie bei *Podocoryne carnea* (Nr. 70, S. 113). Wenn ich nun dasselbe für *Bougainvillea fruticosa*[1] wiederhole, so bedeutet es natürlich etwas ganz andres, da ich auf Grund meiner Untersuchungen von *Podocoryne* und *Syncoryne* die Existenz der primären Entodermlamelle, die bisher für alle Hydromedusen angenommen wurde, und die ganze von ihr abgeleitete Entwicklung der Radialkanäle, der Umbrellarplatten und des Ringkanals durchaus bestreite. Die Medusen von *Bougainvillea fruticosa* entwickeln sich also nach meinen Befunden im allgemeinen ebenso, wie ich es für die letztgenannten Arten angegeben habe, so daß ich außer der Gonadenbildung nur wenige Besonderheiten hervorheben werde.

Die zipfelförmigen Ausläufer der Magenrinnen habe ich sehr deutlich an ganz jungen Medusenknospen von *Bougainvillea fruticosa* gesehen, deren ectodermaler Scheitel allerdings schon verdickt, aber noch nicht als Glockenkern zwischen jene Zipfel eingesenkt war, sondern noch glatt über die sie trennende Kerbe hinwegzog (Fig. 72) — ein evidentes Zeugnis dafür, daß die Radialschläuche ganz unabhängig von der Bildung des Glockenkerns entstehen. — Die Aushöhlung des letzteren, die, wie schon Weismann bemerkte, frühe beginnt, geht unregelmäßig vor sich, so daß gelegentlich noch in nicht mehr ganz jungen Knospen zarte Zellennetze den Raum der Glockenhöhle durchziehen (Fig. 73). Die Radialschläuche sind oft durch merkliche Zwischenräume voneinander getrennt, so daß das Außenectoderm und das Subumbrellarepithel sich interradial berühren. Das Außenectoderm ist in den früheren Entwicklungsperioden namentlich interradial, wo es sich in die Furchen zwischen den Radialschläuchen einsenkt, stark verdickt und mehrschichtig, was sich erst in den älteren Medusenknospen, wahrscheinlich infolge des Wachstums der Umbrella wieder verliert. — Das Manubrium erhebt sich zeitig, wächst aber ungleich in die Höhe. Seine

[1] Ich erhielt diese Form unter dem angegebenen Namen aus Neapel, vermag aber ihren Unterschied von *Bougainvillea ramosa* nicht sicher zu bestimmen. Haeckel führt beide Namen als Synonyma auf (Nr. 35, S. 80).

Lichtung wird namentlich in der proximalen Hälfte durch vier interradiale Täniolen, Fortsetzungen der Täniolen des Magenentoderms kreuzförmig verengt (Fig. 76); und so lange beide bestehen, kann auch der Centralmagen auf Längsdurchschnitten unkenntlich werden. — Die acht Tentakel der Medusenknospen von *Bougainvillea fruticosa* entstehen paarweise an jedem der vier Randwülste, indem er an der Spitze gabelig auswächst (Fig. 74).

Gerade bei *Bougainvillea* glaubte Weismann gesehen zu haben, daß das Velum durch eine Einstülpung des apicalen Außenectoderms gegen den Glockenkern entstehe, indem der Boden der Einstülpung und die Decke des Glockenkerns zu einer, später central durchbrechenden Schlußplatte der Glockenhöhle zusammenstießen (Nr. 70, S. 113, 114). Diese Auffassung ist, wie ich es schon für *Podocoryne* und *Syncoryne* ausführte (S. 15, 36, 37), nicht zutreffend. Die Scheitelfläche des Glockenkerns und das darüber liegende apicale Außenectoderm bleiben von Anfang an aneinandergepreßt und bilden daher zur selben Zeit, wann die Glockenhöhle entsteht, deren obere Schlußplatte oder eben die Anlage des Velum. Es könnte sich also nur darum handeln, ob diese Platte sich später von der Oberfläche in die Tiefe einsenkt. Eine solche Annahme beruht aber, wie bei *Podocoryne* und *Syncoryne*, so auch bei *Bougainvillea* auf einer Täuschung, indem die einander gegenüberliegenden Randwülste auf radialen Längsdurchschnitten wie die Wand einer Einsenkung aussehen. Jeder interradiale Längsdurchschnitt zeigt dagegen bei *Bougainvillea*, ebenso wie bei andern Hydromedusen, daß die vermeintliche Wand viermal unterbrochen ist, d. h. aus getrennten Teilen oder eben den Randwülsten besteht. Mit jener Täuschung hängt es denn auch zusammen, daß die Randwülste als solche bisher ganz übersehen wurden.

Über die Entstehung der Gonaden von *Bougainvillea* finden sich bei Weismann folgende Angaben (Nr. 70, S. 114). Noch vor dem Erscheinen der Tentakel beginne eine Wucherung der Ectodermzellen des Manubrium; sie werden größer, plasmareicher und ordnen sich in zwei Schichten an, ohne jedoch — nach Weismanns Abbildung Taf. XIII, Fig. 13 — unter sich verschieden zu sein. Diese »Keimzellen« zeigten sich in allen größeren Knospen in der gleichen Form, so daß nach Weismanns Ansicht beiderlei Geschlechtszellen aus gleichen Urkeimzellen hervorgehen und ihre divergente Ausbildung erst nach der Ablösung der Meduse vom Stock eintreten kann. Jedenfalls sei es Tatsache, daß die Geschlechtszellen nicht schon in der ersten Anlage der Medusenknospe vorgebildet sind wie bei *Podocoryne*, sondern daß sie sich erst später

bilden, und zwar »aus jungen Ectodermzellen des Manubrium der nahezu zur Loslösung reifen Meduse«.

Ich kann diese Angaben nicht bestätigen. Erstens finde ich verschiedene Anlagen für die Eierstöcke und die Hoden, so daß Weismanns Befund sich nur auf eine Art von Gonaden beziehen kann. Ferner bleibt die erste Anlage beider Gonaden während der ganzen Medusenentwicklung keineswegs unverändert, sondern unterliegt einer gewissen fortschreitenden Ausbildung; und endlich entsteht wenigstens ein Teil der Keimzellen ganz bestimmt außerhalb des Ectodermüberzugs des Manubrium.

In freien weiblichen Medusen von *Bougainvillea* fand ich am Manubrium vier interradiale polsterförmige Ovarien, die im Querdurchschnitt nur wenige größere und kleinere Eizellen zeigten, vollständig in ein kleinzelliges Gewebe eingebettet, das in jedem Interradium in ein einfaches Cylinderepithel übergeht (Fig. 76). In vielen von den ältesten Medusenknospen des Stockes war das Außenepithel des Manubrium ähnlich gebildet, aber insofern viel weniger deutlich, als die größeren Zellen mit hellem großen Kern und dunkler Plasmazone sich nur teilweise gut von den übrigen sie einschließenden, kleineren und indifferenteren Zellen unterscheiden ließen. Der Vergleich mit den beschriebenen älteren Ovarien läßt aber keinen Zweifel zu, daß jene größeren Elemente wirklich sehr junge Eizellen sind. Ihrer geringeren Größe entsprechend liegen sie oft in bedeutenden Abständen voneinander; aber sie sind, wie mir schien, ebenso zahlreich wie die Eier der freien Medusen. Je jünger die weiblichen Medusenknospen sind, desto spärlicher sind die Eizellen in ihrem Manubrium vorhanden, während die Zellen, die sich später in das Zwischengewebe verwandeln, ein einfaches Außenepithel des Manubrium darstellen. Die ersten dieser Eizellen des Außenepithels fand ich jedoch schon an Medusenknospen, deren Randwülste noch keine Tentakel gebildet hatten. Sie zeigen sich also früher als die Differenzierung der von Weismann beobachteten Keimzellen beginnt.

Die Eizellen von *Bougainvillea fruticosa* entstehen jedoch nicht im Außenepithel des Manubrium, sondern wandern aus dem Entoderm dorthin ein. Ich habe sie nicht nur im Spadix und den unmittelbar angrenzenden Entodermabschnitten angetroffen, sondern ihren Übertritt ins Manubrium-Ectoderm mehrfach gesehen (Fig. 75). An welcher Stelle des Entoderms sie entstehen, konnte ich nicht feststellen; ähnliche Bilder wie bei *Syncoryne* (S. 38) habe ich allerdings gesehen, doch war die Eizellenbildung nicht gerade evident.

Ganz anders verläuft die Bildung der Spermarien, von denen

ich übrigens nur zwei Stadien beobachten konnte. Diejenigen tentakellosen Medusenknospen, die keine Eizellen enthalten, haben ein ganz einfaches, gleichmäßiges Außenepithel am Manubrium. Nachdem die Tentakel hervorgewachsen sind, fand ich jenes Epithel immer fest zusammengeschlossen, aber seine Zellen waren in der proximalen Hälfte des Manubrium bedeutend größer als in der distalen Hälfte. In noch älteren Knospen waren nun diese größeren proximalen Zellen zu einem unregelmäßigen, vorspringenden Wulst zusammengedrängt, der von einer Fortsetzung des kleinzelligen distalen Epithels bedeckt war (Fig. 77). Daß es sich dabei wirklich um eine Hodenbildung handelte, kann nach den Beobachtungen über die Entwicklung der Ovarien wohl kaum in Zweifel gezogen werden. Daraus folgt aber, daß die Samenzellen von *Bougainvillea* in der Tat im Außenepithel des Manubrium entstehen, wie es Weismann für beiderlei Keimzellen annahm.

4. Dendroclava dohrni (Taf. IV).

Der von mir untersuchte Stock stammt ebenso wie die von Weismann beschriebene *Dendroclava dohrni* aus Neapel und gehört wahrscheinlich dieser selben Art an, obgleich ich an meinem Stück einige Abweichungen von der Weismannschen Diagnose feststellen konnte. So ist, was Weismann nicht erwähnt, der ganze Stock fasciculiert, indem alle Haupt- und Seitenstiele eine Strecke weit miteinander verbunden bleiben. Ferner knospen die Medusen nicht nur einzeln (Weismann), sondern oft gruppenweise an den Seitenästen, besitzen stets mehr als acht Tentakel usw.

Über die Entwicklung der Medusenknospen von *Dendroclava dohrni* macht Weismann nur wenige Angaben. »Zuerst wächst der Glockenkern als ein hohler kugliger Sack dem Entoderm entgegen, dieses aber erhebt sich zunächst nur in seiner Peripherie teils passiv, teils aktiv, d. h. durch Wachstum zur Entodermlamelle mit den vier Radialkanälen, und die schon geräumige Glocke schließt einen leeren Raum ein. Erst jetzt wächst dann vom Boden desselben der Magenstiel als flacher konischer Hügel empor.« »Bevor er sich erhebt, ist von Sexualzellen durchaus nichts zu sehen, auch so lange er noch niedrig ist, liegen weder in seinem Entoderm noch im Ectoderm irgendwie ausgezeichnete Zellen« (Nr. 70, S. 27). Nachher zeigten sich aber die ersten Keimzellen als größere und granulierte Elemente im Ectoderm des Manubrium, die die übrigen zwischen ihnen befindlichen und unveränderten Epithel-

zellen teils in die Tiefe, und teils an die Oberfläche verdrängen. Diese wegen ihrer Größe als Eizellen anzusprechenden Elemente ordnen sich in vier Längswülsten an, die die vier Seitenflächen des vierkantigen Manubrium bedecken (Nr. 70, S. 28).

Jene Beschreibung der ersten Anlagen in den Medusenknospen von *Dendroclava* ist insofern unvollständig, als weder die becherförmige Einbuchtung des Entoderms durch den Glockenkern, noch die Entstehung der Radialkanäle durch die interradialen Verschmelzungen der beiden Entodermblätter ausdrücklich erwähnt sind. Nachdem aber Weismann in einem einleitenden Kapitel es schlechthin als Tatsache hingestellt hat, daß alle wirklichen Hydromedusen jene schon mehrfach beschriebene Entwicklung durchlaufen (N. 70, S. 17), muß dies auch für *Dendroclava* gelten. Dies trifft aber natürlich nicht zu; die Medusenbildung von *Dendroclava* vollzieht sich vielmehr genau so, wie ich es für *Podocoryne*, *Syncoryne* und *Bougainvillea* schon angegeben habe. Es fehlt also bei *Dendroclava* ebenfalls ein doppelwandiger, vom Glockenkern eingestülpter und erst sekundär viergeteilter Entodermbecher, und die Medusenbildung wird dort wiederum durch vier von Anfang an getrennte, aus Täniolen und Magenrinnen hervorwachsende Radialschläuche eingeleitet, zwischen die sich der anfangs solide Glockenkern einsenkt.

Die Fig. 78—80 zeigen einige für die Bildung der Radialschläuche bezeichnende Durchschnitte. In dem Längsdurchschnitt Fig. 78 erscheinen die Anlagen der Schläuche unter und neben dem noch ganz flachen Glockenkern erst zipfelförmig; dafür sind aber unter ihnen die brückenförmigen schrägen Anschnitte zweier Täniolen und Magenrinnen zu sehen, woraus also hervorgeht, daß diese Teile unabhängig vom Glockenkern entstehen und anderseits unmittelbar in die Radialschläuche auslaufen. Von den Querdurchschnitten einer nur wenig älteren Medusenknospe (Fig. 79, 80) zeigt der erste die außerordentlich weiten und beinahe cylindrischen, einander nur teilweise berührenden Radialschläuche nebst dem in dünne Kanten ausgezogenen Glockenkern, der andre, tiefere Durchschnitt die schon faltenförmig gewordenen Täniolen und in einem Quadranten den äußersten Anschnitt der Spadixplatte, woran man deutlich sieht, wie die Täniolen sich paarweise zu einem Radialschlauch zusammenschließen und zugleich in die Spadixplatte übergehen. — Der Glockenkern höhlt sich allerdings frühzeitig aus, ist aber niemals ein kugeliger Sack, wie es die Längsdurchschnitte vortäuschen, sondern, wie wir schon sahen (Fig. 79), von Anfang an scharf vierkantig, infolge seiner Anpassung an die stark gewölbten

Radialschläuche. Die im Entstehen begriffene Glockenhöhle zeigt ebenso wie bei *Bougainvillea* (S. 39) nicht sofort glatte Wände, sondern ist von lockeren Zellensträngen durchzogen, so daß der Glockenkern den Zustand eines aufgelockerten Füllgewebes durchläuft, ehe eine vollkommene Glockenhöhle erscheint.

Die weitere Umbildung der Radialschläuche zu den Radialkanälen und den Umbrellarplatten, die Entstehung des Ringkanals, der Subumbrellarzipfel u. s. f. erfolgt ebenso, wie es für *Podocoryne* ausführlich beschrieben wurde. Fig. 82 zeigt den weiten Ringkanal mit den Erweiterungen in den Radien, wo die Radialkanäle einmünden und die Randwülste entspringen (s. S. 16). — Wie schon bemerkt, zeichnen sich unsre Medusen durch die größere Zahl ihrer Tentakel aus. Sie entstehen jedoch nicht alle gleichzeitig, sondern anfangs treten wie bei *Podocoryne* und *Syncoryne* in der Fortsetzung der vier Radialschläuche nur vier Randwülste hervor, aus deren Scheiteln je ein Tentakel hervorzuwachsen beginnt. In der Regel geht nun die Vermehrung der Tentakel so vor sich, daß in den allmählich erweiterten Abständen zwischen den vier ersten Randwülsten sich ebenso viele neue dreieckige Anlagen von Wülsten und Tentakeln entwickeln, so daß vier stärkere und vier schwächere Tentakelanlagen miteinander abwechseln (Fig. 83). Diese Achtzahl mag oft die dauernde bleiben, doch kann dies nach meinen Beobachtungen nicht die Regel sein; denn meist fanden sich noch ein bis drei weitere Tentakelanlagen zwischen den acht ersten eingekeilt. Diese Vermehrung geschah aber nicht nur durch Interpolation, sondern auch durch eine Spaltung der ersten Randwülste, wie sie bei *Bougainvillea* ganz regelmäßig eintritt. Man kann daher sagen, daß bei allen bisher besprochenen Medusen die typische Grundzahl der Randwülste und Tentakel vier ist, die entweder erhalten bleibt (*Podocoryne*[1], *Syncoryne*) oder durch Spaltung und Interpolation der Wülste auf acht (*Bougainvillea*) und mehr (*Dendroclava*) vermehrt wird.

Bezüglich der Keimzellen und Gonaden von *Dendroclava* sei vorweg bemerkt, daß ich Weismanns Angabe bestätigen kann, daß sie in den Knospen und in der Anlage ihrer definitiven Reifungsstätte entstehen. In andern Einzelheiten weiche ich von ihm ab. Vor allem sei hervorgehoben, daß die Differenzierung der Keimzellen nicht erst an dem bis zu einer gewissen Höhe hervorgewachsenen Manubrium beginnt, sondern schon an dessen Anlage in dem noch ebenen Boden der jungen

[1] Grobben bekundet die Vierzahl der Tentakel für *Podocoryne*, während Allman und Hincks die Achtzahl als die regelmäßige angeben.

Glockenhöhle, der nur interradial sich in die Subumbrellarzipfel hinabsenkt (Fig. 81). Eben dort, in den Interradien jenes ectodermalen Bodens, erhebt sich das Epithel zu vier kurzen, aber stark gewölbten Wülsten, die bis in die Zipfel hinabreichen, die Mitte des Bodens aber nicht erreichen. Sie bestehen aus vergrößerten, namentlich verlängerten Zellen mit etwas dunklerem Protoplasma und großen hellen Kernen. Der gewölbten Oberfläche des Wulstes entsprechend ist ihre Form etwas keilförmig; dabei können sie sich so aneinander verschieben, daß sie zwei unregelmäßige Schichten zu bilden scheinen. Dies ist aber weder die Regel noch dauernd; denn sobald der Glockenhöhlenboden sich zum Manubrium hervorzuwölben beginnt und die vier Gonadenwülste sich in dessen proximaler Hälfte strecken, bestehen sie nur aus einer einzigen geschlossenen Lage ganz gleicher Zellen (Fig. 84). Erst an älteren Medusenknospen, deren Keimzellen kugelig geworden und grob granuliert sind, habe ich einige Zellen der zwischen den Gonaden liegenden einfachen Epithelstreifen teils über, teils zwischen die Keimzellen vorrücken sehen, und zweifle daher nicht, daß diese zuletzt ebenso wie bei *Podocoryne* und *Syncoryne* von einem Zwischengewebe umgeben werden. — Ich habe ebenso wie Weismann bei *Dendroclava* nur einerlei Keimzellen gesehen, die ich schon nach ihrem zuletzt beschriebenen Aussehen ebenfalls für Eizellen halte.

Die Eizellen von *Dendroclava* zeigen sich zuerst in dem ebenen Glockenhöhlenboden, der später zum Außenepithel des Manubrium wird, und zwar in vier interradialen Wülsten, die bis in die Subumbrellarzipfel reichen. Trotzdem habe ich ihre Einwanderung an diesen Stellen, also auf dem bei *Podocoryne* und teilweise auch bei *Syncoryne* benutzten Wege, von andern Knospenteilen her nicht nachweisen können und halte sie daher für Erzeugnisse ihrer späteren Reifungsstätte, wenngleich ihre Entstehung der Bildung des Manubrium zeitlich vorausgeht.

5. Perigonimus repens (?).

Das mir vorliegende, aus der Nordsee stammende Stöckchen von *Perigonimus* habe ich nicht ganz sicher als *Perigonimus repens* bestimmen können. Dadurch wird aber das Ergebnis meiner Untersuchungen an den Medusenknospen dieses Hydropolypen kaum berührt; denn es läuft im wesentlichen darauf hinaus, daß diese Medusen in keinem Punkte ihrer Entwicklung eine nennenswerte Abweichung von den bisher be-

sprochenen Medusen der Athecata zeigen. Deshalb habe ich auch nicht die Absicht, jene Entwicklung, obgleich ich sie ausreichend verfolgt habe, näher zu beschreiben. So sei denn auch nur betont, daß die Grundlagen des Medusenbaues auch bei *Perigonimus* neben dem Glockenkern die von vornherein getrennten, aus den Magenrinnen und Täniolen der jungen Knospen hervorwachsenden Radialschläuche sind. — In den jüngeren Knospen werden die Entodermhöhlungen meist dadurch verschlossen, daß die distalen Hälften der Entodermzellen in jene Räume weit vorragen, dann sich teilweise ablösen, miteinander mehr oder weniger verbacken und die Lichtung des Magens und des Spadix wie mit einem Brei ausfüllen. Ähnliches sah ich auch in den Keimträgern andrer Hydropolypen.

Die Keimbildung beginnt, sowie es schon Weismann beschreibt (Nr. 70, S. 117, 118), sehr spät, in den beinahe fertigen Medusen; wenigstens glaube ich ebenso wie Weismann, daß die Zellenanhäufungen, die sich stellenweise im Grunde des manubrialen Ectoderms zeigen, auf noch wenig differenzierte, aber wahrscheinlich männliche Keimzellen zu beziehen sind. Danach wären die Medusenknospen von *Perigonimus* die einzigen unter den von mir untersuchten Athecata, deren Keimzellen ohne jede Einschränkung an ihrer definitiven Reifungsstätte entständen.

6. Pennaria cavolinii (Taf. IV, V).

Pennaria cavolinii erzeugt bekanntlich an ihren Hydranthenköpfchen Geschlechtsindividuen, die in ihrem Bau im allgemeinen mit Hydromedusen übereinstimmen, aber dauernd sessil bleiben und auf den späteren Entwicklungsstufen gewisse Rückbildungen erfahren. Auch die Entwicklung dieser »Medusoide« soll nach Weismann sich derjenigen anschließen, die er für die vollkommenen Hydromedusen geschildert hat (Nr. 70, S. 123—126). Durch die Einsenkung des Glockenkerns in den Entodermsack wird ein doppelwandiger Becher des letzteren gebildet, der durch vier interradiale Verwachsungen in vier Radialkanäle und die einschichtigen Entodermlamellen übergeht. Der Glockenkern, dessen Zellen frühzeitig eine chemische Verschiedenheit vom Außenectoderm erkennen lassen, spaltet sich in ein Subumbrellarepithel und den mehrschichtigen Überzug des Manubrium, worauf dieser sich in den weiblichen Tieren in die Eizellen nebst Nährzellen und ein dünnes Deckepithel sondert. Ein Ringkanal und vier Tentakel-Bulbi werden

ebenfalls gebildet. — In der Folge schließen sich die Radialkanäle und verdünnen sich die Epithelschichten des Glockenkerns; die Nährzellen schwinden durch Atrophie. — Die männlichen Medusoide und namentlich ihre Gonaden sind anfangs von den weiblichen nicht zu unterscheiden. —

Thallwitz bestätigte Weismann ohne Einschränkung (Nr. 65, S. 409). Cerfontaine wiederholte und ergänzte jene Angaben (Nr. 11, S. 295—298). Auch der Ringkanal schwinde bald, während in den Lichtungen der Tentakel-Bulbi sich geschichtete Concretionen einfinden. Später entwickle sich eine wirkliche Subumbrellarhöhle, deren Decke (Velum) eine Öffnung erhält. Endlich beschreibt Cerfontaine an den Medusoiden von *Pennaria* dieselben radialen und interradialen Verlötungen des Subumbrellarepithels mit dem umbrellaren Entoderm, die Schulze bei *Syncoryne* auffand, so daß dadurch die Übereinstimmung der Medusoide von *Pennaria* mit vollkommenen Medusen verstärkt wird.

Nach meinen Untersuchungen verläuft die Entwicklung der Medusoide von *Pennaria* allerdings ebenso, wie die von mir geschilderte Entwicklung der sich ablösenden und freilebenden Hydromedusen; ebendeshalb kann ich die grundsätzlich abweichenden Angaben Weismanns und Cerfontaines über eine zweischichtige Entodermlamelle als Grundlage der umbrellaren Entodermteile nicht bestätigen.

Die kleinsten, aus dem Hydranthenköpfchen noch wenig hervorragenden weiblichen Medusoidknospen erscheinen im ganzen noch als halbkuglige Ausstülpungen, zeigen aber bei genauerer Untersuchung doch schon gewisse bemerkenswerte Ansätze zur weiteren Entwicklung (Fig. 85). Der verdickte Scheitel des Ectoderms ist durch rege Zellteilung mehrschichtig geworden und die tieferen Schichten haben sich durch die Beschaffenheit ihrer Zellen von der äußeren Schicht, einer unveränderten Fortsetzung des übrigen Ectoderms, gesondert. Die meisten jener tieferliegenden Zellen sind größer als die übrigen Ectodermzellen, kuglig und mit einem großen Kern versehen, der meist von einer dunklen Plasmazone umgeben ist; sie sind also eigentlich schon so beschaffen wie die jungen Keimzellen im künftigen Manubrium (s. u.). Ich sehe daher in dieser tieferen Ectodermschicht des Scheitels nicht schlechtweg die Anlage eines Glockenkerns (Weismann), sondern zugleich ein Keimzellenlager. Da es die allerjüngsten Eizellen enthält und ihre Zahl später im Manubrium ansehnlich wächst, ohne daß man zugleich eine Einwanderung derselben von außen wahrnehmen kann, muß man annehmen, daß sie an Ort und Stelle, im Glockenkern und im Manubriumectoderm, entstehen und sich vermehren und teils

gar keiner, teils nur einer ganz geringen passiven Ortsveränderung unterliegen.

Außerdem finden sich solche jungen Eizellen einzeln, aber größer und charakteristischer entwickelt und früher als im Glockenkern im seitlichen Ectoderm der Knospen und darüber hinaus im angrenzenden Ectoderm des Hydranthenköpfchens (Fig. 86—89, 91). Nach ihrer Lage in und zwischen den Ectodermzellen können sie nur aus den letzteren entstanden sein; und gegen eine etwaige Verwechslung mit andern Elementen, z. B. Zellenparasiten, spricht außer ihrer Bildung besonders der Umstand, daß sie nur an den Knospen und in der Knospungszone des Hydranthenköpfchens vorkommen. Daraus ergibt sich aber der Schluß, daß die ectodermale Keimstätte der weiblichen *Pennaria* sich vom Hydranthenköpfchen bis in das Manubrium der Medusoidknospen erstreckt.

Damit ist aber die Bedeutung der voranstehenden Beobachtungen nicht erschöpft. Die nicht geringe Zahl der im Außenectoderm der Knospe und im Ectoderm des Hydranthenköpfchens vorkommenden Eizellen verbietet es, sie einfach als zufällige und gelegentliche Ausnahmen zu betrachten; anderseits ist es nicht wahrscheinlich, daß sie insgesamt oder nur größtenteils in den Glockenkern einwandern, da so große Eizellen dort noch lange nicht anzutreffen sind. Es bleibt daher nur die Annahme übrig, daß sie im ganzen abortive Keimzellen und folglich einen abortiven Teil der weiteren Keimzone darstellen. Ob dies eine beginnende Erweiterung der ursprünglichen, auf den Glockenkern beschränkten Keimzone bedeutet in dem Sinne, daß ihr neuerworbener äußerer Abschnitt noch unvollkommen entwickelt ist, oder eine beginnende Zusammenziehung einer ursprünglich weiteren und entfernteren Keimzone auf den centralen Glockenkern, wobei dann die ältere äußere Zone abortiv wird, — das wird sich erst später, im vergleichenden Teil dieser Arbeit, völlig entscheiden lassen. Immerhin läßt sich schon jetzt sagen, daß nach den vorliegenden Tatsachen die zweite Möglichkeit wahrscheinlicher ist; denn einmal ist nach allgemeiner entwicklungsgeschichtlicher Erfahrung eine ontogenetisch frühere Anlage, hier also die äußere Keimzone, auch stammesgeschichtlich älter, und zweitens ist Rückbildung nicht gerade ein Merkmal einer Neubildung und eines Fortschritts.

In den jungen männlichen Medusoidknospen von *Pennaria cavolinii* habe ich Keimzellen nur im Scheitelectoderm gefunden und zwar nur in sehr schwacher Differenzierung (Fig. 92). Ihre weitere Ausbildung und Vermehrung durch Neubildung oder Teilung erfolgt

im Manubrium, so daß von einer eigentlichen Wanderung dieser Keimzellen nicht die Rede sein kann.

Die morphologische Entwicklung der Medusoidknospen von *Pennaria* erfolgt in beiden Geschlechtern ganz gleich. Schon an den jüngsten Knospen findet man die ersten Anlagen der Radialschläuche in den uns schon bekannten Zipfeln (Fig. 85, 86). Da diese schon dort vorkommen, wo die distale Fläche der Entodermkuppe noch konvex ist (Fig. 92), können sie nicht von einer durch den Glockenkern herbeigeführten Einbuchtung des Entoderms herrühren. Nach der Einsenkung des Glockenkerns sind die vier Radialschläuche vollends deutlich; auf den Querdurchschnitten erscheinen sie anfangs abgeplattet, dann cylindrisch und in Berührung miteinander (Fig. 89, 90). — Eine Eigentümlichkeit von *Pennaria* besteht darin, daß aus der Spadixplatte frühzeitig ein dicker, spitz auslaufender Zapfen abwärts bis in den Stiel hinein wächst, der auch nach der Entstehung der Spadixhöhle erhalten bleibt (Fig. 88, 93); denn der Spadix entsteht nicht durch eine Ausstülpung der Spadixplatte und nicht gleich hohl, sondern in Form eines soliden konischen Auswuchses, der erst, nachdem er kolbig geworden ist, samt dem ihn verlängernden Zapfen von einem dünnen Kanal durchzogen wird.

Die Abspaltung des Subumbrellarepithels geschieht in der gewöhnlichen Weise; es bildet zuletzt einen vollständigen, deutlich abstehenden Mantel über dem haarzwiebelförmigen dicken Überzug des Manubrium (Ovarium, Spermarium) und verdünnt sich bedeutend. Sein Scheitel springt ziemlich frühe zwischen den Enden der Radialschläuche als hohler Zapfen in das Ectoderm vor (Fig. 93). Eine Muskelbildung habe ich an diesem Subumbrellarepithel nicht direkt nachweisen können; doch fand ich seine Zellen an älteren Medusoiden etwas quer gestreckt und ebenso gegen die Glockenhöhle vorspringend wie bei *Podocoryne* (Fig. 95).

Die Radialschläuche werden platt und breit, rücken zeitweise auseinander (Fig. 94) und nähern sich dann wieder bis zur Berührung mit ihren scharf auslaufenden Rändern. Ihre Lichtung wird dabei spaltförmig, reicht aber durch die ganze Breite des Schlauches. Dann schließt sie sich vollständig, indem die umgebenden Entodermzellen sich auflösen und zu einer breiigen, von glänzenden Körnchen durchsetzten Masse verschmelzen, die den Spalt verdrängt; nur an den Rändern der Schläuche scheinen ganze Zellen übrig zu bleiben. Etwas später ziehen sich die von jener Detritusmasse gebildeten Hauptteile der Radialschläuche zu schmalen, platten Streifen zusammen (Fig. 95), und in den

breiten Zwischenräumen zwischen ihnen zeigen sich spärliche, platte Zellen, deren Zusammenhang stellenweise fraglich bleibt. Diese Streifen und die sie verbindenden Plattenzellenlagen entsprechen im allgemeinen den Radialkanälen und den Umbrellarplatten der vollkommenen Hydromedusen, obwohl sie, wie man sieht, auf eine etwas andre Art entstehen. Die oberen Enden der Radialschläuche bleiben bis zuletzt hohl und wachsen wie gewöhnlich in vier getrennte, aber niedrige Randwülste hinein, deren Höhlung regelmäßig von einer der von CERFONTAINE beschriebenen, mir völlig unklaren Concretionen eingenommen wird (Fig. 96). Einen Ringkanal habe ich stets vermißt.

Sobald das Manubrium der weiblichen Medusoidknospen von *Pennaria* hergestellt und in seinem mehrschichtigen Überzug das Ovarium etabliert ist, geht dessen weitere Entwicklung so vor sich, wie es WEISMANN beschrieb. Die Eizellen vermehren sich außerordentlich und bilden die Hauptmasse des Ovarium, an dessen Oberfläche sich ein zartes, epithelartiges Häutchen differenziert. Ob auch zwischen den Eizellen indifferente Interstitialzellen vorkommen, habe ich nicht feststellen können. Nach längerer Zeit vergrößern sich einige wenige der jungen Eizellen, um zu den definitiven Eiern auszuwachsen, während die übrigen als Nährzellen fungieren. In demselben Maße als die ersteren wachsen, nimmt die Zahl der Nährzellen ab, wie ich aber glaube, nicht bloß durch Atrophie; denn in noch nicht ganz reifen Eiern traf ich einzelne, von ihnen aufgenommene Nährzellen an. Immerhin scheint bei *Pennaria* nicht die einfache Verschmelzung der Eizellen und der Nährzellen stattzufinden, wie sie bei *Tubularia* Regel ist (s. u.).

Das Spermarium ist, abgesehen von seinenSamenzellen, dadurch vom Ovarium verschieden, daß es von einem Füllgewebe durchsetzt ist, das mit der oberflächlichen Zellendecke zusammenhängt. — Vor der Eröffnung der engen Glockenhöhle dringt die Spitze des Spadix aus der Gonade hervor, durchsetzt das Subumbrellarepithel und hebt das apicale Außenectoderm hügelförmig empor. Die Eröffnung selbst habe ich nicht gesehen; es scheint mir aber keine Veranlassung vorzuliegen, sie mit einer wirklichen Velumbildung zu identifizieren.

Die genetische Bedeutung der Medusoide von *Pennaria cavolinii* kann nicht zweifelhaft sein. Es sind Abkömmlinge von Medusen, die, indem sie dauernd sessil wurden, zugleich eine Rückbildung erfuhren. Diese zeigt sich unverkennbar im ganzen Entwicklungsverlauf. Die Grundlagen einer echten Meduse, Radialschläuche und Glockenkern, Umbrella und Manubrium werden ganz vollkommen angelegt und erst sekundär bleiben sie in der weiteren Entwicklung stehen und bilden

sich zurück; die normale Entstehung der Umbrellarplatten und der Radialkanäle wird durch Rückbildung abgeändert, Ringkanal, Tentakel fehlen ganz, die spaltförmige Glockenhöhle bleibt bis zuletzt geschlossen, wobei auch das Velum entfällt, und zu einer Ablösung des ganzen Medusoids kommt es jedenfalls regelmäßig nicht, obgleich eine solche von einer *Pennaria*-Species angegeben wird (Sigerfoos, Nr. 64).

7. Tubularia mesembryanthemum (Taf. V).

Die Tubularien tragen ähnliche Medusoide wie die Pennarien; nur sitzen ihre Medusoide nicht unmittelbar am Hydranthenköpfchen, sondern traubenförmig an längeren verzweigten Stielen. Das erste Medusoid einer Traube entsteht allerdings unmittelbar am Hydranthenköpfchen, aber alle folgenden an seinem sich verlängernden Stiel je unter der vorausgegangenen Knospe. Wegen ihrer Häufigkeit und des günstigen Umstandes, daß in der Regel an den Trauben eines Hydranthenköpfchens alle Entwicklungsstufen der Medusoide nebeneinander anzutreffen sind, waren die Tubularien schon seit langer Zeit der Gegenstand zahlreicher Untersuchungen.

L. Agassiz hat die Entwicklung dieser Medusoide außer bei *Tubularia couthouyi* noch bei zwei nächstverwandten Formen beobachtet, *Parypha crocea* und *Thamnocnidia spectabilis* (Nr. 1, S. 257—259, 268 bis 270, 273—275), die Allman jedoch, und wie es scheint mit Recht, ebenfalls für *Tubularia*-Arten erklärt (Nr. 3, S. 399 ff.). Die von Agassiz hervorgehobenen Unterschiede der Tentakel in den drei genannten Arten kommen hier nicht weiter in Betracht; und die Angabe, daß *T. crocea* und *T. spectabilis* im Gegensatz zu *T. couthouyi* nur eine einfache primäre Entodermlamelle, also auch keine Radialkanäle entwickelten, beruht nach Allman auf einer Täuschung. Daher können alle übrigen Angaben über die Entwicklung der drei Arten gemeinsam abgehandelt werden.

Nach Agassiz stülpt die »Keimmasse« (Glockenkern) am Scheitel der Knospe das Entoderm zu einem zweischichtigen Becher ein, worauf der Becherrand bis zum Scheitel aufwächst und der Glockenkern ganz vom Entoderm umhüllt wird (a. a. O., S. 258, 274). Die Radialkanäle entständen wie bei *Syncoryne* durch interradiale Verschmelzungen der beiden Blätter des Entodermbechers (S. 270), die Tentakel (Randwülste) durch Ausstülpungen der gesamten Glockenwand, so daß ihre Höhlungen mit der Glockenhöhle kommunizierten (S. 259), — eine

Angabe, die einer besonderen Widerlegung nicht bedarf. — Der Spadix wächst bis zum Scheitel und durchbricht ihn zuletzt.

Der folgende Beobachter, CIAMICIAN, wiederholt für *Tubularia mesembryanthemum* jene sattsam bekannten Angaben vom Entodermbecher, seinen Verschmelzungen usw. (Nr. 14, S. 503ff., Nr. 15, S. 328ff.). Niemals verwachse jedoch der Becherrand vollständig über dem Glockenkern, dessen Außenschicht (Subumbrellarepithel) daher direkt an das Außenectoderm anstößt. Nur bei den weiblichen Individuen breche der Spadix durch, wobei das Außenectoderm über ihm sich eröffnet und er nur mit einem Überzug des Glockenkernepithels nach außen hervortritt. Die vom Subumbrellarepithel bedeckte Masse des Glockenkerns, die wie eine Kappe dem Spadix aufsitzt, verwandelt sich in die Keimzellen.

Über Bau und Entwicklung der Medusoide verschiedener Tubularien brachten HAMANN, WEISMANN, THALLWITZ, TICHOMIROFF und BRAUER nichts Neues; nur wurde die Rückbildung der Radialkanäle und des Ringkanals von HAMANN (Nr. 36, S. 27, 28) und WEISMANN (Nr. 70, S. 128) angemerkt. Erst SCHNEIDER verdanken wir einige von der früheren Darstellung abweichende Notizen über die Entwicklung der Medusoide von *Tubularia mesembryanthemum* (Nr. 60, S. 610—613). Um den sich einsenkenden Glockenkern wüchsen vier an der Basis hohle Entodermzapfen empor, zwischen denen alsdann in nicht näher bezeichneter Weise eine dünne zweischichtige Entodermlamelle entstünde, den ganzen Glockenkern umhüllte und durch Auseinandertreten ihrer beiden Blätter den Ringkanal bildete, während die solid gewordenen Rudimente der vier Entodermzapfen oder Radialkanäle an der Basis der Entodermlamelle zurückblieben.

Die merkwürdig auseinandergehenden Befunde der verschiedenen Forscher über die Keimstätte bei den Tubularien sollen erst später angeführt werden.

An den jüngsten Medusoidknospen von *Tubularia mesembryanthemum* tritt sehr bald eine Verdickung des apicalen Ectoderms hervor, die mehr nach außen als nach innen vorspringt und daher an der Knospe eine stumpfe Spitze hervorruft, die Entodermkuppe aber nur kaum merklich abflacht (Fig. 97). Die tiefer liegenden Zellen jener Verdickung sind rundlich und enger zusammengedrängt, aber sonst völlig indifferent. Die Entodermkuppe ist ebenfalls verdickt und ihre Verdickung gegen die Lichtung auf manchen Längsdurchschnitten jederseits von einem

der uns schon bekannten Zipfel der Lichtung flankiert, die in den folgenden Schnitten verschwinden, worauf zuletzt ein mittlerer Zipfel erscheint. Dies sind also die Ausgangspunkte der späteren Radialschläuche, die ähnlich wie bei *Pennaria*, *Bougainvillea*, *Syncoryne* und *Podocoryne* schon vor der Einsenkung eines Glockenkerns auftreten. Im Anschluß an diese Zipfel der Entodermkuppe habe ich statt regelmäßiger Täniolen nur unregelmäßige Wucherungen des Magenentoderms angetroffen, die weiter abwärts besonders auffällig hervortreten, von dem übrigen einfachen Entoderm mehr oder weniger abgesetzt und nur in seltenen Fällen in vier radiale Streifen gesondert sind (Fig. 97, 106). Ich halte daher diese Entodermwucherungen für Rudimente wirklicher Täniolen, die unter den Medusen und Medusoiden der Hydropolypen nur denen von *Tubularia* fehlen, weil sie wie so viele andre Organe derselben Medusoide (s. u.) der allgemeinen Rückbildung unterlagen[1].

Auf den nächsten Entwicklungsstufen vergrößert sich die Verdickung des Scheitelectoderms und senkt sich zum Glockenkern ein, in dessen Umfange die vier zunächst nur an der Basis hohlen Radialschläuche aufwachsen. Schon an Längsdurchschnitten kann man feststellen, daß mit den radialen Schläuchen interradiale Zwischenräume abwechseln, die die Annahme einer kontinuierlichen Entodermlamelle ausschließen (Fig. 98); und die Querdurchschnitte gleich alter Knospen mit einem soliden Glockenkern beweisen vollends, daß *Tubularia* in der ersten Anlage der umbrellaren Entodermteile keine Ausnahme von der Regel macht (Fig. 99). Nur sind die mehr oder weniger voneinander abstehenden Radialschläuche frühzeitig abgeplattet. — Sobald der Glockenkern in der Seitenansicht etwa birnförmig erscheint, hebt sich die peripherische Schicht seiner oberen Hälfte als ein kappenförmiges Epithel von dem tieferen massigen Kern ab, indem eine deutliche Spalte zwischen ihnen sichtbar wird (Fig. 100). Jene Epithelkappe ist das zukünftige Subumbrellarepithel, der Kern die Anlage der den Spadix später überziehenden Gonade und die Spalte zwischen ihnen das Homologon einer Glockenhöhle. Erst nach dieser Sonderung erhebt sich die Spadixplatte zu einem erst konischen, dann fingerförmigen Spadix (Fig. 103), dessen Basis übrigens nicht selten ebenso wie bei *Pennaria* zapfenförmig in den Magen hinabwächst. Gleichzeitig beginnt auch die Differenzierung der Gonadenanlage in die Keimzellen und die sie umhüllenden Gewebszellen.

---

[1] Die Täniolen der Hydranthenköpfchen sind dagegen normal.

Die Radialschläuche höhlen sich in der wachsenden Knospe vollständig aus und rücken zunächst ziemlich weit auseinander (Fig. 101). Dann verbreitern sie sich bis zu gegenseitiger Berührung und beginnen sich zurückzubilden, indem sie miteinander zu einer zusammenhängenden Schicht verschmelzen, in der die früheren Lichtungen bis auf einzelne Reste verschwinden (Fig. 104, 105). Dies geschieht sehr unregelmäßig, indem die Verschmelzung z. B. in einer gewissen Höhe der Glocke nur zwei Radialschläuche umfaßt und etwas tiefer sich umgekehrt auf die zwei andern Schläuche beschränkt. Wirkliche Umbrellarplatten kommen dabei nicht zustande, da gerade die Lichtungen der verschmelzenden Schläuche zu weiten Lacunen zusammenfließen, die auf Querdurchschnitten den Eindruck eines unvollkommenen und unregelmäßigen Ringkanals machen können. Ist die Verschmelzung vollendet, so fällt das ganze umbrellare Entoderm zu einer dünnen Lamelle zusammen, in der nur dürftige Reste der früheren Lichtungen übrig bleiben können; zuletzt ist nicht einmal die Kontinuität dieser Lamelle nachweisbar.

Dies alles stimmt mit keiner der früheren Darstellungen überein. Die umbrellaren Endotermteile beginnen auch bei *Tubularia* wie in allen Hydromedusen statt mit einer zweischichtigen Entodermlamelle mit vier Radialschläuchen; darin hat Schneider gegenüber seinen Vorgängern Recht. Seine zweischichtige Entodermlamelle ist aber keine besondere Bildung über den Radialschläuchen, sondern ist identisch mit den verschmolzenen Radialschläuchen. — Wenn ferner Allman für *Tubularia indivisa* und einige andre Arten die Anwesenheit von Radialkanälen und eines Ringkanals in älteren Geschlechtsknospen angibt (Nr. 3, S. 400), so fragt es sich immer noch, ob dies wirkliche Hohlgebilde oder solche Rudimente sind, wie ich sie für *Pennaria* beschrieb.

Die Radialschläuche von *Tubularia* enden im Umkreise des Scheitels mit vier blasigen Anschwellungen, die miteinander ebenso zusammenhängen wie die übrigen Strecken der Schläuche, aber keinen vollkommenen Ringkanal bilden, da zwischen ihrer Innen- und Außenwand zahlreiche Verbindungsbrücken übrig bleiben (Fig. 107). In den weiblichen Medusoidknospen von *Tubularia mesembryanthemum* kann das Ectoderm durch jene vier Entodermanschwellungen zu flachen Erhebungen vorgewölbt werden, worin man eine Wiederholung der vier Randwülste der normalen Medusen zu erblicken hat (Fig. 102, 110). Darauf wachsen oben an jedem Randwulst zwei von den durch Allman beschriebenen meridionalen und leistenförmigen Erhebungen

hervor (Nr. 3, S. 419), die an der Exumbrella ziemlich weit abwärts reichen; das Ectoderm dieser Lappen lockert sich auf und im Innern erhalten sie strangartige Fortsätze des Entoderms (Fig. 107). Das Innenblatt des letzteren verwandelt sich später durch Vacuolisierung in ein radiär strukturiertes Netzwerk, das einen ziemlich regelmäßigen Ring um die unterdes schon entstandene apicale Glockenöffnung bildet (Fig. 108).

Die Randwülste der männlichen Medusoide unsrer *Tubularia* entstehen später als die weiblichen und bleiben meist unverändert, ohne in die acht meridionalen Lappen auszuwachsen; doch kommen solche auch an männlichen bisweilen vor, obgleich sie angeblich ein besonderes Merkmal der weiblichen Medusoide sein sollen. Natürlich können diese Lappen oder Leisten nicht schlechtweg »Tentakel« genannt werden; doch sind sie vielleicht aus einer sehr weitgehenden Rückbildung von echten Tentakeln hervorgegangen.

Auch im Innern der Glocke greift eine Rückbildung Platz. Am Manubrium wachsen der Spadix und die ihn mantelförmig umgebende Gonade in der Regel so stark an, daß sie die Glockenhöhle ganz ausfüllen; nur ausnahmsweise bleibt die letztere infolge einer schwachen Entwicklung der Gonade gegen den Scheitel hin weit offen (Fig. 102). Ihr regelmäßiger Schwund ist aber nicht nur ein virtueller, sondern die Oberfläche der Gonade verwächst in weitem Umfange mit dem Subumbrellarepithel zu einem lockeren Füllgewebe, wodurch der Medusenbau ganz wesentlich verwischt wird (Fig. 104, 105). — Anfangs ist der Spadix auch an seiner Spitze von der Gonade bedeckt; später weichen aber die Keimzellen von jener Spitze zurück und lassen nur ein einfaches Epithel an ihr zurück, das an die Schlußplatte der Glocke anstößt[1]. An dieser Stelle bleibt zwischen den sich erhebenden Randwülsten eine Vertiefung zurück, deren Grund oder eben die genannte Schlußplatte der Glocke sich auflöst, worauf im Umkreise der so entstandenen Öffnung der Glocke das dicke Außenectoderm und das dünne Subumbrellarepithel sich miteinander verbinden, und die zapfenförmige Spitze des Manubrium in die Öffnung vordringt (Fig. 102, 109, 110). Für ein Velum bleibt nichts übrig. — Dieser Vorgang vollzieht sich nicht immer zu der gleichen Zeit, an den weiblichen Medusoiden aber immer früher als an den männlichen (vgl. Ciamician); auch steht der Zapfen des Manubrium bei den weiblichen Medusoiden weiter vor.

---

[1] In Fig. 110 ist die Spitze des Manubrium außerhalb des Schnittes geblieben.

Nachdem das Sperma reif geworden ist und die Embryonalentwicklung in den weiblichen Medusoiden begonnen hat, lösen sich die Reste des Glockenkerns auf und der Spadix zieht sich in den Grund der Glocke zurück, die selbst einer gewissen Atrophie anheimfällt.

Über den Ursprung der Keimzellen der Tubularien, insbesondere der zumeist untersuchten *T. mesembryanthemum* liegen recht widersprechende Angaben vor. Agassiz bezeichnete schon den soliden Glockenkern als Keimmasse (S. 51), Ciamician (Nr. 14, S. 503) und Weismann (Nr. 70, S. 127), sowie Thallwitz (Nr. 65, S. 417), hielten das Manubrium-Ectoderm für die Keimstätte, während Tichomiroff, Brauer und Schneider die Keimzellen weiter rückwärts entstehen und erst sekundär in das Manubrium einrücken lassen. Nach Tichomiroff (Nr. 66, S. 2—7) sondert sich der Entodermschlauch der jüngsten Knospe in eine obere und eine untere Hälfte, jene aus kubischen, diese aus Cylinderzellen bestehend. Die obere Hälfte oder die »Keimzone« verdickt sich sodann im Bereich des Entodermbechers und etwas darunter zu Wülsten, die in die Magenhöhle vorspringen, aber allmählich ganz in den Entodermbecher vorrücken. Die Zellen dieser Wülste, die sich von den übrigen kubischen Entodermzellen nicht unterscheiden, nehmen darauf an Zahl ab, während im Glockenkern eine Zellenvermehrung stattfindet; daraus schließt Tichomiroff, daß jene Zellen in den Glockenkern einwanderten und folglich die Keimzellen entodermalen Ursprungs seien. — Brauer (Nr. 8, S. 553—556) bestätigt jene Einwanderung der Keimzellen in den Glockenkern, verlegt aber ihren Ursprung in das Ectoderm der Stiele, wo die indifferenten Urkeimzellen ins Entoderm übertreten und bis zum Spadix hinaufwanderten. Einzelne von jenen ectodermalen Urkeimzellen sollen im Ectoderm weiter wandern und bis zum Scheitel der Knospe gelangen, von wo sie direkt in den Glockenkern einrückten. Schneider (a. a. O.) schließt sich Brauer vollständig an.

Auf Grund meiner Beobachtungen kann ich nur die ältere Ansicht von dem Ursprung der Keimzellen von *Tubularia* bestätigen, daß sie nämlich im Glockenkern und Manubrium-Ectoderm entstehen. Und zwar beginnt diese Entwicklung oft schon im Boden des Glockenkerns, bevor der Spadix sich erhoben hat (Agassiz); denn in solchen Knospen, namentlich weiblichen Geschlechts, treten in dem mehrschichtigen Glockenkernboden einzelne Zellen mit größerem und hellerem Kern hervor, die später um diesen Kern eine einseitig überwiegende, also halbmondförmige dunkle Plasmazone erhalten (Fig. 100) — ein unzweideutiges Merkmal der Keimzellen. Im Manubrium vermehren sie

sich ganz bedeutend und offenbar durch Neubildung aus den indifferenten Zellen, die stets zwischen den Keimzellen beiderlei Geschlechts anzutreffen sind und allmählich an Zahl abzunehmen scheinen (Fig. 103). Am deutlichsten bleiben diese Gewebszellen an der Oberfläche der Gonaden, wo sie aber kein besonderes Epithel bilden, da sie, abgesehen von der schon beschriebenen Verbindung mit dem Subumbrellarepithel, mit dem inneren Zwischengewebe der Gonade netzförmig zusammenhängen. Während jenes Erscheinens der Keimzellen im Glockenkernboden habe ich eben solche Elemente weder aus der Umgebung in den Glockenkern und das Manubrium eintreten sehen, noch überhaupt in andern Teilen des Medusoids oder in seinem Stiel angetroffen. Ich bin daher überzeugt, daß die Keimstätte von *Tubularia mesembryanthemum* sich nur im Boden des Glockenkerns und im Ectoderm des jungen Manubrium befindet.

Die durchaus abweichenden Ansichten von Tichomiroff und Brauer halte ich für Folgen von Verwechslungen. Tichomiroff hat weder wirkliche Keimzellen im Entoderm, noch ihre Einwanderung in den Glockenkern gesehen, sondern stützt seine Annahme nur darauf, daß die von ihm so genannten entodermalen »Keimpolster« während des Wachstums des Glockenkerns an Masse abnehmen. Diese Polster sind aber teils die von mir beschriebenen rudimentären Täniolen (S. 53), teils Anschnitte der Radialschläuche; die ersteren bestehen aber noch unverändert, nachdem das Manubrium bereits recht umfänglich geworden ist (Fig. 103) und die Radialschläuche sind, was freilich nur die so häufig vernachlässigten Querdurchschnitte und nicht die täuschenden interradialen Längsdurchschnitte beweisen können, stets und ausnahmslos zweischichtig (Fig. 104, 105). Die einzigen greifbaren Dinge in Tichomiroffs Darstellung, die Täniolen, verschwinden also überhaupt nicht während des ersten Wachstums des Manubrium, und noch weniger kann eine Einwanderung ihrer Zellen in das Manubrium und ihre Identität mit Keimzellen in Frage kommen.

Brauer glaubt nun das, was bei Tichomiroff fehlt, ergänzen zu können, da er differenzierte Keimzellen sowohl im Entoderm wie im Ectoderm gefunden haben will. Aber gerade seine Beschreibung dieser Keimzellen widerspricht seiner Deutung. Denn die fraglichen Zellen mit umfänglichem dichtem Plasma um den stark färbbaren Kern, die allerdings überall leicht aufzufinden sind, sind alles andre, nur keine Keimzellen, deren Differenzierung bei *Tubularia* ebenso wie bei allen andern Hydropolypen mit einer Vergrößerung und Aufhellung des Kerns beginnt, worauf die Verdichtung des Plasma in einer halbmond-

förmigen, ganz dünnen Zone um den Kern einsetzt (Fig. 101, 103, 107). Natürlich liegt es nahe, die von mir beschriebene erweiterte Keimzone von *Pennaria* zur Bestätigung der Brauerschen Auffassung heranzuziehen; und es wäre mir eine solche Bestätigung aus später ersichtlichen Gründen nur erwünscht. Angesichts der mir vorliegenden Befunde kann ich aber die Existenz einer außerhalb des Glockenkerns befindlichen Keimzone bei *Tubularia mesembryanthemum* nicht zugeben und muß mich der älteren Ansicht anschließen, daß die Keimzellen dieses Polypen nur im Glockenkern und im Ectoderm des Manubrium entstehen. — Von den weiblichen Keimzellen der Tubularien verwandeln sich bekanntlich nur wenige in Eier, die übrigen werden als Nährzellen verbraucht; das Nähere dieses Vorgangs schilderten bereits Tichomiroff, Doflein (Nr. 20), Schneider.

Die Medusoide von *Tubularia mesembryanthemum* sind gleich denen von *Pennaria cavolinii* zurückgebildete Medusen, deren normale Anlagen noch weiter reduziert werden als bei *Pennaria*, was gerade zu manchen Mißverständnissen Veranlassung gegeben haben mag.

8. Corydendrium parasiticum (Taf. V).

Mit *Corydendrium* beginne ich die Reihe derjenigen von mir untersuchten Athecata, deren Geschlechtsindividuen keine Medusen, sondern sogenannte »Gonophoren« sind. Nachdem es sich aber bei meinen Untersuchungen der *Thecaphora* herausgestellt hat, daß unter jenem Namen durchaus heterologe Gebilde zusammengefaßt werden, sehe ich mich veranlaßt, zur Vermeidung von Mißverständnissen die Bezeichnung »Gonophoren« ganz aufzugeben und zunächst die Keimträger der Athecata »Gonanthen« zu nennen.

Die Architektonik des Stockes hat Weismann zutreffend beschrieben (Nr. 70, S. 36); ich beschränke mich daher auf die Beschreibung der Knospen. Diese entspringen unterhalb der sich an das Hydranthenköpfchen anschließenden »Cambium-Zone«, im Bereich des Keimzellen produzierenden Stielabschnitts und sind zweierlei Art. Solange dort in jungen Hydranthen noch keine oder nur ganz wenige Keimzellen vorhanden sind, kann die hervorwachsende Hohlknospe keimfrei bleiben und verwandelt sich dann in einen sterilen Hydranthen (Fig. 111). Ist die Bildung von Eizellen — mir standen nur weibliche Stöcke zur Verfügung — vor dem Beginn der Knospung weit vorgeschritten, so treten mit der ersten Ausstülpung der Knospe gleich Eizellen in sie

ein und vermehren sich durch steten Nachschub aus dem Hydranthenstiel (Fig. 112, 113). Diese Gonanthen sind also nichts andres als Hydranthenknospen, deren normale Entwicklung zu Hydranthen durch die Einwanderung von Keimzellen mehr oder weniger abgeändert wird.

Die Keimstätte von *Corydendrium* ist, wie Weismann zeigte, das Entoderm des Hydranthenstiels; und da die Keimzellen dort stets in der Tiefe des Epithels, unter den bloß in einer Lage vorhandenen gewöhnlichen Epithelzellen entstehen, so hielt es W. für möglich, daß sie im indifferenten Zustande junger Epithelzellen aus dem Ectoderm ins Entoderm einwandern, um sich erst dort zu differenzieren (Nr. 70, S. 41, 42). Nun habe ich aber Bilder vor Augen, die den entodermalen Ursprung der Eizellen von *Corydendrium* ganz sicher beweisen.

Es ist klar, daß wenn die noch undifferenzierten Eizellen, also die sogenannten Urkeimzellen, vom Ectoderm her ins Entoderm einrückten und von den ihnen gerade anliegenden Entodermzellen bedeckt blieben, diese entweder gehoben oder abgeplattet und verbreitert werden müßten. Nach meinen Befunden zeigen sich aber die jüngsten Eizellen in den Hydranthenstielen von *Corydendrium* unter durchaus andern Begleiterscheinungen. An solchen Stellen sieht man, daß zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen des Entoderms hier und dort der Raum einer solchen Zelle von zweien eingenommen wird, von denen die basale durch ihren größeren hellen Kern und die ihn umkreisende dunkle Plasmazone als Eizelle gekennzeichnet, die andre, sie gegen die Lichtung des Entodermschlauchs deckende aber eine einfache Epithelzelle ist (Fig. 115 *a*). Diese letztere ist nun weder abgeplattet noch gehoben und nur halb so hoch und so groß wie die benachbarten Epithelzellen, während die darunterliegende Eizelle allerdings sehr bald zu wachsen beginnt. Es gibt dafür nur die eine Erklärung, daß eine normale Epithelzelle durch Querteilung in jene beiden Elemente, die tiefere Eizelle und ihre Deckzelle zerfiel, was um so sicherer erscheint, als eine scharfe Trennungsgrenze bisweilen noch fehlt (Fig. 116). Diese an allen jüngsten Eizellen wiederkehrende Erscheinung beweist also, daß jede Eizelle ein Teilungsprodukt einer Entodermzelle ist. Sobald sich die junge Eizelle durch Wachstum ausdehnt, hebt und plattet sie natürlich die Deckzelle ab, diese teilt sich oder es schließen sich ihr benachbarte Epithelzellen an, so daß sie zusammen ein Gewölbe über der vergrößerten Eizelle bilden (Fig. 114, 115*b*).

Mit dem Nachweise des entodermalen Ursprungs der Eizellen ist aber die Bedeutung der beschriebenen Befunde nicht erschöpft. Da

die junge Eizelle ganz unverkennbar differenziert erscheint, bevor ihre Deckzelle Form, Größe und Lage einer halben Epithelzelle irgendwie verändert hat, ja sogar bevor die Grenzlinie zwischen ihnen deutlich hervortritt, so folgt daraus, daß jene Differenzierung mit der Teilung der ursprünglichen Epithelzelle Hand in Hand geht, und daß der Zustand einer völlig indifferenten »Urkeimzelle« bei *Corydendrium* gar nicht vorkommt. Genau dasselbe habe ich auch bei andern Hydropolypen, deren große Entodermzellen günstige Bedingungen einer einwandfreien Beobachtung bieten, namentlich bei *Clava*, *Sertularia* und *Sertularella* wiedergefunden (s. u.), so daß eine solche Entstehung von entodermalen Keimzellen bereits in erheblichem Umfange festgestellt ist. Da ein solcher Ursprung von entodermalen Keimzellen bisher noch niemals nachgewiesen war, so bestand nicht nur für *Corydendrium*, sondern für alle Hydropolypen mit entodermaler Keimstätte die Möglichkeit, daß ihre Keimzellen in dem unkenntlichen Zustande von »Urkeimzellen« vom Ectoderm eingewandert seien. Die angeführten Beobachtungen sichern aber den Analogieschluß, daß, sobald die Keimstätte, d. h. die Schicht, in der allein die jüngsten kenntlichen Eizellen vorkommen, das Entoderm ist, dieses auch deren Ursprungsstätte ist, selbst wenn dies noch nicht in der angegebenen Weise unwiderleglich nachgewiesen wurde. Denn gegenüber einer solchen natürlichen Analogie kann die erwähnte, empirisch durch nichts gestützte bloße Möglichkeit kaum in Betracht kommen. Ob die letztere trotzdem durch allgemeine Gründe Bedeutung gewinnen kann, wird im vergleichenden Teil zur Sprache kommen.

Nach Weismann verhält sich das Sperma von *Corydendrium* genetisch ebenso wie die Eizellen. Die männlichen Keimzellen werden erst im Entoderm sichtbar; die bloße Möglichkeit ihrer Einwanderung aus dem Ectoderm in einem völlig indifferenten Zustande braucht nach den obigen Bemerkungen jetzt noch nicht erörtert zu werden. Das sich entwickelnde Sperma bleibt auch im Gonanthen einfach unter dem Entodermepithel liegen und veranlaßt keine besonderen Metamorphosen in seiner Umgebung, so daß uns nur noch die Veränderungen der weiblichen Gonanthen zu beschäftigen haben, die bereits Weismann ausführlich und zutreffend beschrieben hat.

Die jüngsten Gonanthen unterscheiden sich anfangs nur durch den Besitz von Keimzellen von den sterilen Hydranthenknospen desselben Polypen; später steigert sich der Unterschied dadurch, daß die sterilen Hydranthenknospen einen Mund und Tentakel erhalten, die bei den Gonanthen nicht zur Entwicklung kommen, so daß sie bis zur Reifezeit

geschlossene, lang keulenförmige Schläuche bleiben. In diesem Zustande verharren die männlichen Gonanthen, die weiblichen werden gerade durch die Eizellen im Innern weiter umgebildet.

Da die weiblichen Gonanthen, wie schon erwähnt, in der Keimzone des Hydranthenstiels hervorwachsen, geschieht die Einwanderung der dort vorhandenen Eizellen vornehmlich passiv, durch die Wachstumsbewegung des Entoderms, ohne daß man eine Beteiligung von Eigenbewegungen der Eizellen an jener Wanderung auszuschließen braucht (Fig. 112, 113). Da jedoch in jener ihrer passiven Ortsveränderung auch schon die bestimmte Richtung von der Basis des Gonanthen aufwärts enthalten ist, fehlt der etwaigen Eigenbewegung der Eizellen jede grundsätzliche Bedeutung. — Während die Eizellen in den Gonanthen ansehnlich wachsen, stülpen sie das Entoderm immer stärker gegen die Höhlung vor; dieses zieht sich wiederum mit scharfem Rand unter jeder Eizelle zusammen und drängt sie auf diese Weise vom Ectoderm ab, bis sie endlich vom Entoderm allseitig wie von einem Follikelepithel umschlossen ist[1]. Diese Follikel füllen zuletzt den größten Teil der Höhlung des Gonanthen aus; und zwar habe ich aus den Querschnittserien von sechs Gonanthen verschiedenen Alters feststellen können, daß ihre Eifollikel stets in zwei einander gegenüberliegenden Reihen angeordnet sind und dabei ziemlich regelmäßig alternieren. Natürlich kann diese Anordnung nicht von den Eizellen spontan veranlaßt sein, sondern nur so, daß sie als passive Massen die Anpassung des wachsenden Entoderms an den gegebenen Raum beeinflußten.

Hinsichtlich des Austritts der Eier habe ich dasselbe beobachtet, wie Weismann (Nr. 70, S. 44). Die Follikel strecken sich aufwärts, bis sie die verdickte Spitze des Gonanthen erreichen und mit deren Entoderm verschmelzen; über dieser Stelle öffnet sich der Gonanth, worauf das nächste Ei austritt. Nachdem alle Eier den Gonanthen verlassen haben, um sich auf dem Periderm anzuheften, schrumpfen die am Scheitel des Gonanthen befestigten Follikel und beginnen zu zerfallen, worauf auch der ganze Gonanth sich gegen seine Wurzel zusammenzieht und allmählich resorbiert wird.

Nach der voranstehenden Beschreibung bedarf es keiner weiteren Erörterung, daß in den Gonanthen von *Corydendrium parasiticum* jede Spur einer medusoiden Bildung fehlt. Wenn ich trotzdem schon hier, d. h. bevor die Entwicklung der Medusen und sonstigen Keimträger der verschiedensten Hydropolypen vergleichend geprüft werden

[1] Dieser Vorgang kann übrigens schon im Hydranthenstiel beginnen (Fig. 113).

kann, auf die Frage eingehe, ob in den Gonanthen von *Corydendrium* vollständig zurückgebildete Medusen erblickt werden könnten, so geschieht es, weil Weismann als Hauptargument für diese Ansicht den bereits erörterten Ursprung der Keimzellen desselben Polypen anführt. Ohne Rücksicht darauf erschien auch Weismann der medusoide Ursprung jener Gonanthen zweifelhaft (Nr. 70, S. 252); später (S. 289, 291) machte er die Entscheidung davon abhängig, daß der entodermale Ursprung der Keimzellen bei *Corydendrium* so wenig wie bei irgend einem andern Hydropolypen nachgewiesen ist und vielmehr aus mehreren allgemeinen Gründen ihre »ectodermale Abkunft kaum in Abrede zu stellen ist«. Dies bedeute aber eine Verlegung der ursprünglich ectodermalen Keimstätte in das Entoderm, wo sie sich gegenwärtig befindet; und eine solche Verlegung der Keimstätte ließe sich nur verstehen unter der Annahme einer medusoiden Abstammung der Gonanthen.

Die wichtigste Voraussetzung dieser ganzen Schlußfolge ist also der ectodermale Ursprung der Keimzellen von *Corydendrium*; und gerade diese Prämisse ist durch meine direkten Beobachtungen über die Entstehung dieser Keimzellen aus dem Entoderm widerlegt, worauf denn auch alle weiteren Schlüsse hinfällig werden.

Die Gonanthen von *Corydendrium parasiticum* zeigen keine Spur einer medusoiden Bildung oder eines medusoiden Ursprungs; sie erscheinen vielmehr durchaus als Hydranthenknospen, deren normale Ausbildung infolge der Aufnahme von Keimzellen unterbrochen und wenigstens in weiblichen Stöcken durch Neubildungen (Follikel) ersetzt wird.

9. Eudendrium racemosum und E. rameum (Taf. VI).

Der im allgemeinen einfache Bau der Gonanthen der Gattung *Eudendrium* wurde bisher ziemlich übereinstimmend beschrieben; dagegen widersprechen einander die Angaben der verschiedenen Beobachter über den Ursprung der Keimzellen und insbesondere der Eizellen. Kleinenberg wies zuerst nach (Nr. 48), daß die jungen Eizellen in den Stämmen von *Eudendrium* mit größter Leichtigkeit aus einer Körperschicht in die andre, aus dem Ectoderm in das Entoderm und zurück übertreten, weshalb nur der Fundort der allerjüngsten Eizellen als Ursprungsstätte gelten könne. Als solche erkannte dann Kleinenberg das Ectoderm einer *Eudendrium*-Art, wahrscheinlich des *Eudendrium racemosum*. Weismann (Nr. 70, S. 98) und Ishikawa (Nr. 46)

bestätigten dies für die letztgenannte Art; dagegen gelang es Weismann auch nach wiederholten Untersuchungen nicht, bei *Eudendrium capillare* Eizellen außerhalb des Entoderms zu finden (a. a. O., S. 110). Nach Tichomiroff stammen die Samenzellen von *Eudendrium armatum* aus dem Entoderm (Nr. 66, S. 36), und neuerdings behauptete Hargitt dasselbe von den Eizellen des *Eudendrium racemosum, dispar, tenue, ramosum* und *capillare* (Nr. 37).

Ich selbst habe in den beiden von mir untersuchten Arten, *Eudendrium racemosum* und *rameum*, die kleinsten männlichen und weiblichen Keimzellen im Ectoderm angetroffen. Angesichts der widersprechenden Angaben der andern Beobachter halte ich mich aber nicht für berechtigt, über den Ursprung der Keimzellen irgend eines *Eudendrium* ein bestimmtes Urteil zu fällen. Hält man sich streng an die Tatsachen, so muß man es trotz allem für das Wahrscheinlichste erklären, daß die Keimstätte in den verschiedenen Arten von *Eudendrium*, vielleicht sogar in einer und derselben Art wechselt, und es wird sich zeigen, daß auch allgemeine Erwägungen eher für als gegen eine solche Annahme sprechen. — Wo aber auch die Keimzellen von *Eudendrium* entstehen mögen, so finden sie sich regelmäßig zuletzt im Entoderm des Blastostyls, um von dort aus in die Gonanthen einzuwandern. Ausnahmsweise kommen, wie schon Weismann bemerkte (Nr. 70, S. 105) und ich bestätigen kann, fehlgegangene Eizellen im Ectoderm des Blastostyls und der Gonanthen vor.

Auch die Bildung der Blastostyle ist bei *Eudendrium* recht verschieden. Die Rückbildung der Gonanthen tragenden Hydranthen zu Blastostylen ist allerdings längst bekannt; doch wird schon von Hincks angegeben (Nr. 45, S. 81), daß die männlichen Blastostyle von *Eudendrium rameum* ihren Polypenbau erst spät einbüßen, und Allman beschreibt dasselbe von *Eudendrium ramosum*, dessen weibliche Blastostyle übrigens stets weniger reduziert erscheinen, während *Eudendrium racemosum* vollkommene Blastostyle beiderlei Geschlechts erzeuge (Nr. 3, S. 333, 341). Weismann hält dagegen das Vorkommen von Gonanthen tragenden Hydranthen nur für eine Ausnahme (Nr. 70, S. 107), während Seeliger (Nr. 63) die Blastostylbildung allerdings auch schon in der ersten Knospenanlage antrifft, aber doch von den bereits eingewanderten Eizellen abhängig sein läßt, wie schon vorher Tichomiroff behauptet hatte (Nr. 66, S. 33). Im besonderen sollen die männlichen Blastostyle von *Eudendrium racemosum* nach Weismann Rüssel, Mund und Tentakel entbehren, die weiblichen dagegen einen doppelten Tentakelkranz und vorübergehend einen Mund besitzen.

Nun habe ich jene Ausnahmen von Weismann bei *Eudendrium rameum* ganz ständig gesehen, und zwar sind die männlichen Gonanthenträger wenigstens anfangs vollkommene Hydranthen, während im weiblichen Geschlecht der Mund durch ein dünnes Häutchen verschlossen ist. Bei *Eudendrium racemosum* fand ich neben ebensolchen weiblichen Gonanthenträgern andre ohne einen Rüssel, und die männlichen Gonanthenträger durchweg mit einem dichten Tentakelkranz. Aus allem scheint mir also hervorzugehen, daß die Blastostylbildung bei *Eudendrium* nicht sowohl nur durch einige Ausnahmen, sondern durch eine weitgehende Variabilität ausgezeichnet ist, die von vollkommenen Hydranthen bis zu ganz rudimentären Formen führt. Gegen das Ende der Reifezeit tritt allerdings stets eine Rückbildung der Gonanthenträger ein, was zweifellos nur auf den direkten Einfluß der Gonanthenentwicklung zurückgeführt werden kann.

Die Gonanthen von *Eudendrium* entstehen bekanntlich kranzförmig um die Basis ihres Trägers, aus dessen Entoderm die Keimzellen in die ersteren einwandern, wo sie nach Weismann alsbald die Grenzlamelle durchbrechen und so ins Ectoderm gelangen (Nr. 70, S. 98, 108). Die in den weiblichen Gonanthen eingewanderte Eizelle — sie bleibt die einzige — soll nach demselben Beobachter anfangs an der Spitze des Gonanthen auf dem etwas abgestumpften Ende des Entodermschlauchs und noch innerhalb der Grenzlamelle liegen; sobald aber der wachsende Entodermschlauch sich auf einer Seite an der Eizelle vorbei zu schieben und sie hakenförmig zu umgreifen beginnt, soll sie sich außerhalb der Grenzlamelle befinden und durch keine solche Lamelle vom Ectoderm getrennt sein (Nr. 70, S. 104, 105). Ich kann dies nicht bestätigen; denn ich sehe die Eizelle jederzeit durch die ursprüngliche Grenzlamelle vom Ectoderm getrennt bleiben, wozu sich sehr bald eine zweite Grenzlamelle zwischen Eizelle und Entoderm gesellt (Fig. 117). Die Eizellen von *Eudendrium* liegen also in der Tat zwischen Ecto- und Entoderm (Ciamician). — Bei *Eudendrium rameum* bleibt der gekrümmte Entodermschlauch einfach, bis er zur Reifezeit atrophiert; bei *Eudendrium racemosum* spaltet er sich, wie Weismann fand, an der Spitze in zwei Arme, die die Eizelle von zwei Seiten her widderhornartig umgreifen.

Von den männlichen Gonanthen wird eine wesentlich andre Entwicklung angegeben. Nach Ciamician (Nr. 14, S. 506) entständen in dem Entodermschlauch paarweise einander gegenüberliegende Spermatoblasten, deren Kerne sich alsbald vermehren; durch Wachstum breiten sie sich im queren Umfange des Gonanthen so weit aus, daß

sie zuletzt ringförmig und an seiner Spitze kappenförmig zusammenfließen. Auch scheinen nach Ciamicians Abbildungen (Fig. 18, 19, 22) die distalen Hoden später zu entstehen als die proximalen. Weismann läßt dagegen die aus dem Blastostyl eingewanderten Spermatoblasten sich zuerst an der Spitze des Gonanthen ansammeln, so daß dieser erste Hoden über der Entodermkuppe undurchbohrt bleibt, während alle folgenden Hoden gleich ringförmig angelegt werden. Sie verlassen das Entoderm wie die Eizellen nach Durchbruch der ursprünglichen Grenzlamelle und sind vom Ectoderm durch keine Lamelle getrennt.

Ich bestätige die Einwanderung der kleinen aber kenntlichen Spermatoblasten aus dem Blastostyl in den Gonanthen und ihre erste Ansammlung an dessen Spitze; alles übrige finde ich aber nach genauer Prüfung anders. Allerdings verlassen sie das Entoderm, aber ohne die alte Grenzlamelle zu durchbrechen; nachdem sie sich an der Außenseite des Entodermepithels angesammelt haben und dabei das Ectoderm vorwölben, ist die frühere Grenzlamelle noch vollkommen deutlich, während eine neue Lamelle zwischen Hodenmasse und Entoderm in der Bildung begriffen ist (Fig. 118—120). Dies kann man freilich nur an jungen Hodenanlagen erkennen; denn die weiter vorgeschrittenen haben das ihnen eng anliegende Ectoderm außerordentlich ausgedehnt und verdünnt, so daß dort eine Grenzlamelle kaum zu unterscheiden ist (Fig. 121). — Wichtiger scheint mir die eigentliche Formentwicklung der Hoden. Keiner von ihnen wird aus zwei Hälften oder gleich ringförmig, und der erste auch nicht kappenförmig gebildet. Die erste Hodenmasse liegt freilich zuerst gleich einer Eizelle auf der Kuppe des Entodermschlauchs (Fig. 118); bevor aber beide durch die sekundäre Grenzlamelle getrennt sind, wächst das Entoderm genau so wie im weiblichen Gonanthen an jener Masse seitlich vorbei, sie ebenfalls etwas umgreifend (Fig. 119, 120). Dann erst beginnt die Hodenmasse mit zwei Zipfeln sich quer um das Entoderm auszudehnen und umwächst ihn schließlich ringförmig, so daß seine Kuppe aus dem Ringe frei hervortritt und dann mit dem Ectoderm des Gonanthenscheitels bisweilen zu einem unregelmäßigen Zipfel vorwächst (Fig. 121). Auch die folgenden Hoden beginnen stets einseitig und werden erst allmählich ringförmig.

Die Entwicklung des ersten und unzweifelhaft phyletisch ältesten Hodens ist deshalb bemerkenswert, weil sie wenigstens anfangs der Entwicklung des weiblichen Gonanthen folgt; die beiderlei Keimträger differieren also im Grunde genommen nicht so sehr, wie es nach ihrer Fertigstellung erscheint.

Daß die Gonanthen von *Eudendrium* keinerlei Merkmale von

Medusen haben, liegt ebenso auf der Hand wie bei *Corydendrium*. Dann scheint es mir auch nicht zulässig, den Entodermschlauch jener Gonanthen ebenso »Spadix« zu nennen, wie die entodermale Auskleidung des Manubrium einer Meduse. Allman führte diese schon früher benutzte Terminologie ganz allgemein ein (Nr. 3, S. 32, 39, 43, 45), indem er sich auf die äußerliche Ähnlichkeit und einen vermuteten genetischen Zusammenhang der beiden Teile stützte. Weismann scheint dies nicht für ganz passend zu halten, will aber den Ausdruck »Spadix« für den Entodermschlauch der Gonanthen von *Eudendrium* beibehalten, weil er »eine gewisse Selbständigkeit besitzt« (Nr. 70, S. 16). Dieser Gebrauch ist aber irreführend, da derselbe Name innerhalb einer relativ engen Gruppe naturgemäß eine Homologie der so bezeichneten Teile voraussetzt, und diese Homologie in unserm Fall unter keinen Umständen zutrifft, selbst nicht, wenn man in den Gonanthen von *Eudendrium* rückgebildete Nachkommen von Medusen zu sehen meint.

Homologa wären auch in diesem Fall nur die einfachen, ungesonderten Entodermschläuche der Gonanthen und der jüngsten Medusenknospen; sobald nun ein solcher Schlauch in der Medusenknospe sich in die Radialschläuche, den Centralmagen und die Entodermauskleidung des Manubrium gesondert hat, so kann dieser letztere neugebildete Teil nicht dem ganzen ursprünglichen Entodermschlauch der Medusenknospe oder des Gonanthen homolog sein, und dürfen daher diese heterologen Teile nicht denselben Namen führen. Wem von ihnen der Name »Spadix« ausschließlich belassen werden soll, ist nach praktischen Rücksichten zu entscheiden. Soll der ganze einfache Entodermschlauch der Gonanthen so heißen, so müßte es auch der gleiche Entodermschlauch der jüngsten Medusenknospen, während die weiter entwickelten Knospen keinen »Spadix« mehr besäßen — was notwendig zu Mißverständnissen führte. Beläßt man dagegen den Namen »Spadix« allein der Innenschicht des Manubrium der Medusen, so fällt er für die Gonanthen von *Eudendrium* und, wie wir sehen werden, aller andern Hydropolypen einfach fort, ohne daß Mißverständnisse zu besorgen wären. Ich werde mich daher nach wie vor an die letztere Terminologie halten.

10. Dicoryne conferta (Taf. VI).

Das von mir untersuchte, aus der Nordsee stammende Stöckchen zeigt mit einer gleich zu erwähnenden scheinbaren Ausnahme, alle

Merkmale der genannten Species, sowohl im Bau und der Verzweigung des Stammes und der Hydranthen, wie in der Bildung der Blastostyle und ihrer Gonanthen (s. Allman, Nr. 3, S. 226, 293). Die schlauchförmigen und tentakellosen Blastostyle laufen distal in einen langen dünnen Rüssel aus, sind darunter mit den ei- und birnförmigen, von einem *Periderm* umhüllten Gonanthen besetzt und sitzen auf relativ langen Stielen. Sobald die Gonanthen einigermaßen ausgewachsen sind, enthalten sie innerhalb des Ectoderms einen einfachen Entodermschlauch und meist zwei große Eizellen, die an zwei einander entgegengesetzten Seiten zwischen den beiden Körperschichten liegen. Männliche Blastostyle und Gonanthen wurden nicht bebachtet, obwohl sie nach Allman in demselben Stöckchen mit weiblichen gemischt vorkommen.

Nun fehlten aber an den von mir untersuchten Gonanthen die beiden von Allman beschriebenen basalen Tentakel, die nach dem Freiwerden des Gonanthen sich rückwärts umschlagen. Dies kann jedoch kein Grund sein, die Bezeichnung *Dicoryne conferta* für dasselbe Stöckchen zu beanstanden; denn die ältesten von mir gefundenen Gonanthen waren, nach der Größe der Eizellen zu urteilen, noch nicht ausgewachsen, und es ist ziemlich sicher, daß die Tentakel sich erst an den reifenden Gonanthen entwickeln.

Die Entwicklung der Gonanthen ist so einfach wie möglich. Wo das Ectoderm des Blastostyls in geringem Umfange verdickt und etwas vorgewölbt erscheint, wächst eine kleine Ausstülpung des dicken Entoderms mit enger Lichtung in jene Ectodermverdickung hinein, worauf die ganze junge Knospe an ihrer Basis eingeschnürt, gestielt wird (Fig. 122, 123). Ihre weitere Ausbildung hängt mit dem Auftreten der Eizellen zusammen. Diese entstehen im Ectoderm des Blastostyls und können dort bereits eine ansehnliche Größe erreichen; jenseits der Gonanthen habe ich keine Eizellen im Blastostyl angetroffen. Sie liegen einzeln oder zu zwei und drei gruppiert in wenig vorstehenden Verdickungen des Ectoderms und rücken scheinbar passiv in die an derselben Stelle hervorwachsenden Knospen hinein, wo sie bald am Scheitel, bald seitlich zu sehen sind. Doch fand ich zahlreiche junge Knospen, die keine Eizellen enthielten und deren Blastostyl ebenfalls keine oder etwa nur eine Eizelle zeigte. Angesichts der so außerordentlich frühe auftretenden Bildung des dünnen Knospenstiels ist es nicht recht wahrscheinlich, daß Eizellen, die etwa später im Blastostyl entstehen, durch jene Stücke aktiv in die Knospen einwandern sollten; anderseits sehe ich in einigen dieser Knospen hier und dort eine Ectodermzelle mit dunklerem Protoplasma, die ganz wohl zu einer Eizelle

auswachsen könnte. Es ist also nicht ausgeschlossen, daß die Keimzone von *Dicoryne* sich vom Blastostyl bis in die Gonanthen ausdehnt.

In den Gonanthen bleiben die Eizellen im Ectoderm, unmittelbar an der Grenzlamelle liegen; bei einer gewissen Größe werden sie aber auch außen von einer neuentstandenen Grenzlamelle überzogen und so vom Ectodermepithel getrennt. Die reifenden Eier befinden sich also zwischen dem Ectoderm und dem Entoderm. — In der Regel sind sie in der Zweizahl vorhanden und einander gegenüber gelagert (Fig. 126); doch kommen auch drei und vier oder nur eine Eizelle in einem Gonanthen vor (Fig. 123—125). Sobald sie größer werden, platten sie sich gegen den Entodermschlauch ab und drücken ihn etwas zusammen, während sie das Ectoderm stark ausbuchten und verdünnen. Dagegen bleibt das letztere in der Zone zwischen den beiden Eizellen, sowohl seitlich wie am Scheitel dick und mit dem Entoderm fest verbunden.

Die Gonanthen von *Dicoryne* gehören zu den einfachsten, die bei den Hydropolypen gefunden werden. Die einzige Veränderung, die die jüngsten zweischichtigen Hohlknospen erfahren, besteht in der Abdrängung des Entodermschlauchs vom Ectoderm durch die Eizellen. Dadurch gleichen sie den Gonanthen von *Heterocotyle conybearei* und den weiblichen Gonanthen von *Eudendrium*. Selbst nachdem die basalen Tentakel in der Hauptebene des Entodermschlauchs entstanden sind, ist an ihnen keinerlei Medusenähnlichkeit erreicht, wie Allman meint (Nr. 3, S. 227). Diese seine Ansicht hängt natürlich aufs engste mit seiner Hypothese von dem Ursprung der Medusen zusammen, wonach hohle Tentakel, die von der Basis des Hypostoms eines Hydranthen aufwüchsen und eine sie verbindende Membran mit sich zögen, die Grundlage der Umbrella mit den Radialkanälen bildeten, worauf das Hypostom direkt in das Manubrium überging. Davon ausgehend hält er die Gonanthen von *Dicoryne* gewissermaßen für die polypoide Vorstufe einer Meduse, deren Bau erreicht wäre, sobald die Glocke mit allen ihren Teilen um den Gonanthen aufwüchse. Nun zeigt aber die Entwicklungsgeschichte der Medusen, daß deren ganze Organisation innerhalb der Knospe und nicht außerhalb derselben entsteht, und zwar durch vier in ihrer Wand eingeschlossene Radialschläuche und einen inneren Glockenkern, in dem sich das Manubrium erst als Neubildung entwickelt. Von einer medusoiden Bildung kann also bei den Gonanthen von *Dicoryne* gar nicht die Rede sein; und mit viel größerem Recht kann man behaupten, daß die basalen Tentakel dieser Gonanthen deren Polypenähnlichkeit unzweideutig hervortreten lassen; es fehlt nur noch der Mund, um ein Hydranthenköpfchen vollständig zu machen.

11. Hydractinia echinata (Taf. VI).

Bekanntlich rührt die erste genaue Untersuchung der Gonanthen von *Hydractinia echinata* von E. van Beneden her (Nr. 6, S. 38—61). Nach ihm sind sie anfangs einfache Ausstülpungen der zweischichtigen Wand des Blastostyls, an deren Scheitel alsbald eine Verdickung des Ectoderms entsteht und einwärts gegen das Entoderm vordringt, um sich dann in eine flache, zweischichtige Kalotte zu verwandeln, die sich über die Kuppe des Entodermschlauchs oder den »Spadix« ausbreitet. Diese Kalotte (Glockenkern — Weismann) kann aber auch durch eine Einstülpung des Ectoderms entstehen. Während ihrer Abplattung und Ausbreitung dringt der Rand der Entodermkuppe zwischen die Kalotte und das Außenectoderm ein und überzieht die erstere als dünne und einschichtige »Medusoidlamelle« (Entodermlamelle) bis zum Scheitel; dort verwächst die halbkuglige Lamelle, wogegen ihr unterer Rand sich vom Spadix ablöst.

Die Eizellen entstehen nach L. van Beneden im Entoderm des Blastostyls und wandern in die Gonanthen ein; indem sie dort beträchtlich wachsen, drängen sie die Entodermzellen in zwei Lagen auseinander, eine äußere, die der Ectodermkalotte anliegt, und eine innere, die die Entodermhöhle begrenzt. — Die Spermatoblasten entständen dagegen aus der dicken tieferen Schicht der Ectodermkalotte, während die Außenschicht dünn bleibt; daher bezeichnet van Beneden die Kalotte schlechtweg als Hodenanlage, die bei den weiblichen Individuen indifferent bleibt, aber immerhin auf einen hermaphroditischen Ursprung der Gonanthen hinweist. Anderseits erkennt van Beneden in derselben zweischichtigen Hodenanlage die Vorstufe des später sogenannten Glockenkerns, d. h. des Subumbrellarepithels und des ectodermalen Überzugs des Manubrium der Medusen.

Weismann (Nr. 70, S. 78 ff.) bestätigt die Beobachtungen van Benedens bis auf zwei Punkte, den Ursprung der männlichen Keimzellen und die Deutung der Gonanthen. Die Spermatoblasten entständen nicht im Glockenkern, vielmehr ebenso wie die Eizellen im Entoderm des Blastostyls; nach ihrer Einwanderung in die am Köpfchen des Blastostyls sprossenden Gonanthen durchsetzen sie in der Kuppe des Entodermschlauchs die siebförmig durchbrochene Grenzlamelle, um sich in der tieferen Schicht des Glockenkerns anzusammeln. Ebenso befinden sich auch die in den Gonanthen eingewanderten Eizellen sehr bald außerhalb der Grenzlamelle, also im Ectoderm, wenngleich sie noch in großen Gonanthen an drei Seiten von Entodermzellen

umgeben würden. — Daß die beiderlei Urkeimzellen, obgleich sie sich im Entoderm differenzieren, dennoch aus dem Ectoderm stammen, lasse sich zwar nicht direkt beweisen, aber durch den Vergleich mit andern Formen, wo dieser Ursprung zweifellos sei, sicherstellen. Im übrigen betont Weismann, daß durch van Beneden der medusoide Bau der Gonanthen von *Hydractinia* nachgewiesen sei, daß diese Übereinstimmung jedoch nur darauf zurückzuführen sei, daß sie von vollkommenen Medusen abstammten, rückgebildete Medusen seien.

Endlich hat Bunting (Nr. 10, S. 208—211) *Hydractinia* einer erneuten Untersuchung unterzogen und ist dabei zu teilweise andern Ergebnissen gelangt. Der Glockenkern der Gonanthen entsteht wahrscheinlich aus einzelnen aus dem Ectoderm ins Innere vorrückenden Zellen, die nach ihrer Vermehrung zwei Schichten bilden, von denen die innere in den weiblichen Gonanthen die aus dem Entoderm hervortretenden Eizellen überzieht, in den männlichen Individuen aber die Spermatoblasten erzeugt. An den älteren Spermarien lassen sich bisweilen zwei deckende Schichten unterscheiden, doch wird eine Entodermlamelle überhaupt nicht erwähnt und findet sich auch in den Abbildungen nicht vor.

Die Gonanthen von *Hydractinia echinata* sitzen an dem Blastostyl unterhalb der von van Beneden zuerst beschriebenen Cambiumzone, also genau an derselben Stelle wie die Gonanthen von *Corydendrium*. Wie Weismann mit Recht hervorhob (Nr. 70, S. 40) gehören die Cambium- und die Knospungszone von *Corydendrium* zum Stiel; denn wollte man diese Zonen zum Köpfchen des Hydranthen rechnen, so entständen nicht nur die Gonanthen, sondern auch die neuen Hydranthen am Köpfchen, was sonst nirgends vorkommt. Wegen der genannten übereinstimmenden Lagebeziehungen bei *Corydendrium* und *Hydractinia* muß also auch für die letztere Art angenommen werden, daß ihre Gonanthen am Stiel des Blastostyls knospen. Es ist mir daher nicht recht verständlich, warum Weismann bei *Hydractinia* nicht nur die Cambiumzone, sondern auch die Knospungszone zum Köpfchen des Blastostyls rechnet und daher die Gonanthen als Knospen des Köpfchens ansieht.

Die männlichen Gonanthen. Ich stelle sie voran, weil ich gerade unter ihnen die frühesten Entwicklungsstufen antraf. Die Spermatoblasten zeigen sich schon im Entoderm des Blastostyls, wo sie durch ihre starke Färbbarkeit und ihre unregelmäßigen, eckigen

Formen kenntlich sind. Ich sehe sie ungefähr ebenso entstehen wie die Eizellen von *Corydendrium*, *Clava* u. a. (S. 59, 60): nachdem der Kern einer Entodermzelle sich verdoppelt hat, sammelt sich um einen derselben, ohne daß er sich vergrößerte und aufhellte wie an einer Eizelle, eine ziemlich breite dunkle Plasmazone, die nun als junger Spermatoblast in der Mutterzelle liegen bleibt (Fig. 128—130). Dasselbe kann aber auch um den ungeteilten Kern oder um beide Kernhälften der Bildungszelle geschehen. Ich muß also Weismann gegen van Beneden und Bunting bestätigen, daß die Spermatoblasten von *Hydractinia echinata* sich im Entoderm und nicht im Ectoderm differenzieren. Dagegen widerlegt diese Entstehung der Spermatoblasten die Vermutung Weismanns, daß sie aus dem Ectoderm einwanderten, schon deshalb, weil ihre Differenzierung nicht an ganzen Zellen, sondern innerhalb der Epithelzellen des Entoderms beginnt. Auch ist es klar, daß die in ihren Mutterzellen liegenden jungen Spermatoblasten nicht selbständig in die Gonanthenknospen einwandern, sondern nur passiv mit ihren Mutterzellen, d. h. mit dem wachsenden Entoderm dorthin gelangen können. Endlich bliebe noch zu erwähnen, daß die beschriebene Differenzierung von Spermatoblasten vom ersten Stadium an auch innerhalb der Gonanthenknospen anzutreffen ist.

Aus allen diesen Befunden ergibt sich daher, daß die Spermatoblasten von *Hydractinia* in und aus den Entodermzellen entstehen und nur einer passiven Ortsveränderung unterliegen, daß zweitens die Keimzone dieser Polypen sich vom Blastostyl bis in die Gonanthen hinein erstreckt.

Nachdem die Gonanthen als indifferente Hohlknospen hervorgewachsen sind, findet ihre erste wesentliche Veränderung an ihrem Scheitel statt, wo sich das Ectoderm durch Zellteilungen verdickt und infolgedessen einen knopfförmigen Vorsprung gegen das Entoderm bildet (Fig. 131). Eine vorausgehende »Einstülpung« des Ectoderms (van Beneden) habe ich nicht gesehen; da sie auch in den homologen Scheitelplatten andrer Gonanthen fehlt und auch bei den allgemeinen Vergleichen aller Geschlechtsindividuen keinerlei Bedeutung gewinnt, kann sie, falls sie gelegentlich wirklich vorkommt, nur als eine zufällige Variante bei der Wucherung des apicalen Ectoderms angesehen werden.

Die knopfförmige Gestalt dieser Wucherung, die das Entoderm entsprechend eindrückt, dauert jedoch nur eine kurze Zeit; während sich die kompakte Masse vom übrigen Ectoderm (Außenectoderm) ablöst, plattet sie sich an der Unterseite ab und ruht dann in Gestalt einer plan-konvexen Linse auf der wieder eben gewordenen Entoderm-

kuppe (Fig. 130). Durch weiteres Wachstum breitet sie sich über den Entodermschlauch abwärts aus und gewinnt dadurch die von VAN BENEDEN gut gekennzeichnete Form einer in einen scharfen Rand auslaufenden Kalotte (Fig. 132). Währenddessen spaltet sich eine obere dünne Zellenlage von ihr ab, doch bleibt sie ein Ganzes, da beide Schichten am Rande zusammenhängen.

Soweit stimme ich mit VAN BENEDEN überein. Dagegen muß ich seiner weiteren, von WEISMANN wiederholten Angabe, daß zwischen die abwärts wachsende Kalotte und das Außenectoderm sich eine dünne Entodermlamelle vorschiebt, um so eine der vermeintlichen Entodermlamelle der Medusen homologe Bildung herzustellen, auf das bestimmteste widersprechen. Eine solche Lamelle kommt in den Gonanthen von *Hydractinia* niemals vor; denn mag auch die Außenschicht der Kalotte gelegentlich und stellenweise zweischichtig erscheinen, so bleibt die letztere doch stets eine einheitliche ectodermale Bildung und dem Außenectoderm unmittelbar angelagert und nur durch eine Grenzlamelle von ihr geschieden. Eine ebensolche Grenzlamelle ist stellenweise auch zwischen der Kalotte und dem Entoderm wahrzunehmen; es ist mir aber nicht möglich gewesen festzustellen, welches die ursprüngliche Grenzlamelle ist und welche neu entsteht.

Während der Ausbreitung der zweischichtigen Kalotte vermehren sich die Spermatoblasten durch häufige Teilungen und sammeln sich an der äußeren Peripherie des Entoderms an, um darauf in die dickere Innenschicht der Kalotte überzutreten. Dies vollzieht sich aber nach meinen Beobachtungen nicht zu der Zeit, wann die Anlage der Kalotte noch als ein indifferenter Zellenballen nur über der Entodermkuppe ruht, sondern nachdem sie ungefähr die Hälfte des Entodermschlauchs überzogen hat. Auch konnte ich mich nicht davon überzeugen, daß die Spermatoblasten einzeln durch Löcher der Grenzlamelle hindurchtreten; meine Befunde sprechen vielmehr für eine ganz andre Art der »Auswanderung« der Samenzellen aus dem Entoderm.

Nachdem sie sich in der Tiefe des Entoderms angesammelt haben, sind sie zunächst noch durch die Grenzlamelle von der Ectodermkalotte getrennt, hängen aber mit dem übrigen Entoderm mehr oder weniger kontinuierlich zusammen, obgleich sie als zwei gesonderte Schichten imponieren. Etwas später schwindet jene Grenzlamelle völlig, so daß Samenzellen und Kalotte zu einer einzigen Schicht zusammentreten. Dies kann aber nicht die Folge einer Einwanderung der Samenzellen durch die Grenzlamelle in die Kalotte sein; denn wie die größere untere Hälfte des Querdurchschnitts Fig. 133 zeigt, besteht der frühere Zu-

sammenhang der Samenzellen mit dem übrigen Entoderm noch unverändert. Nur in einem kleineren (oberen) Abschnitt des Durchschnitts zeigt sich bereits eine Trennung beider Teile, die sich weiterhin über deren ganzen Umfang ausbreitet. Dabei handelt es sich, wie der Vergleich mit dem früheren Zustande beweist, keineswegs um eine Lageveränderung der Samenzellenschicht, sondern nur darum, daß die mit ihr zusammenhängenden Entodermteile sich ablösen und zu einem glatt begrenzten Epithel werden, ähnlich wie die oben erwähnten jungen Eizellen von *Corydendrium* sich von ihren Deckzellen trennen. Zwischen den auf diese Weise getrennten beiden Schichten der Gonanthen von *Hydractinia*, dem Spermarium und dem Entoderm, scheint sich zuletzt eine neue Grenzlamelle zu bilden (Fig. 134).

Das Ergebnis dieser Befunde würde also lauten: nachdem die Samenzellen sich an der äußeren Peripherie des Entoderms angesammelt haben, schwindet die sie deckende Grenzlamelle, und vereinigen sie sich mit der Ectodermkalotte zu einer Schicht; darauf trennen sie sich ohne jede Ortsveränderung von dem übrigen Entoderm, das sich zu einem gegen sie scharf abgegrenzten Epithel ordnet.

Die Außenschicht oder »Deckschicht« der Kalotte ist anfangs nicht nur scharf von der Innenschicht getrennt, sondern durch eine bedeutende Abplattung von ihr unterschieden. Ihre Zellen erscheinen auf Durchschnitten in der Spindelform, wie sie von jedem Plattenepithel bekannt ist (Fig. 132). Sehr bald verliert sich aber die bestimmte Abgrenzung dieser Schicht, so daß man nur stellenweise einige ihrer Plattenzellen erkennt (Fig. 133, 134). — Über die Schicksale der Innenschicht finde ich keine Angaben. Nach ihrer Vereinigung mit den Samenzellen zu der eigentlichen Hodenanlage sind ihre Zellen zwischen den letzteren noch einigermaßen zu unterscheiden (Fig. 134); sobald aber der Zerfall der Samenzellen in immer kleinere Elemente fortgeschritten ist, fehlt in den mittelgroßen Spermarien, die den sich allmählich zusammenziehenden Entodermschlauch wie ein dicker Mantel umschließen, jedes Unterscheidungsmerkmal zwischen den Sexualzellen und dem interstitiellen ectodermalen Gewebe. Erst später, wann die Lichtung des Entodermschlauchs zu schwinden beginnt, und seine Zellen der Auflösung entgegengehen, zeigen sich in der kompakten dunklen und kleinzelligen Samenmasse unregelmäßige oder kuglige helle Lacunen, in denen ein Zellengerüst mit helleren und größeren Kernen als diejenigen des Sperma liegt (Fig. 135). Dieses Zwischengewebe, das uns noch in andern Spermarien (*Cordylophora, Theca-*

phora) begegnen wird, ist natürlich der Rest der früheren Innenschicht der Kalotte, der wahrscheinlich an halbentleerten Gonanthen noch deutlicher als richtiges bindegewebsartiges Füllgewebe hervortreten würde, wie es sich auch in den weiblichen Gonanthen unverkennbar zeigt.

In den reifenden männlichen Gonanthen ist das Außenectoderm namentlich in der distalen Hälfte außerordentlich verdünnt. Dies nimmt an den vollreifen Gonanthen so zu, daß sie wie dünne mit Sperma gefüllte Blasen erscheinen, in deren Mitte die undeutlichen Reste des Entodermschlauchs liegen.

Die weiblichen Gonanthen durchlaufen im allgemeinen dieselbe Entwicklung wie die männlichen. Die aus dem Blastostyl eingewanderten Eizellen liegen an der äußeren Peripherie des Entoderms; sie sind dann schon so groß, daß unter ihrem Druck die sie bedeckenden Entodermzellen abgeplattet werden, während die sie seitlich einfassenden Zellen cylindrisch bleiben (Fig. 136). Auch nach außen wirken die größeren Eizellen in ähnlicher Weise; denn die doppelschichtige ectodermale Kalotte wird durch die nach außen vorspringenden Eizellen stellenweise bis zur Unkenntlichkeit zusammengedrückt (Fig. 137). Eine Grenzlamelle ist zwischen dem Entoderm und der Kalotte zunächst weniger sicher nachzuweisen als zwischen der letzteren und dem Außenectoderm.

Wie Weismann richtig angibt, bleiben die Eizellen nicht im Entoderm, sondern verlassen es und gelangen ins Ectoderm. Den Vorgang selbst hat er nicht verfolgen können, ihn aber aus den Beobachtungen an älteren Gonanthen erschlossen. Da die Eizellen dort außerhalb der das Entoderm überziehenden Grenzlamelle, also innerhalb der ectodermalen Kalotte liegen, müßten sie nach seiner Ansicht durch die Grenzlamelle hindurch aus dem Entoderm ausgewandert sein. »Während sie (die Grenzlamelle) aber vorher glatt unter diesen (Eizellen) weg lief, sendet sie jetzt spitze Ausläufer in die Lücken zwischen den rundlichen Eizellen hinein, welche natürlich von Entodermzellen getragen werden. So liegen dann also die Eizellen zwar außerhalb der Stützlamelle, werden aber trotzdem von drei Seiten her vom Entoderm umfaßt« (Nr. 70, S. 78). Nur außen liegen Reste des »Glockenkerns« (Kalotte) in den Furchen zwischen den Eizellen.

Diese Darstellung und Deutung ist nach meinen Beobachtungen nicht richtig. Die wachsenden Eizellen wölben sich, wie schon bemerkt wurde, schon während der Ausbreitung der Kalotte über das Niveau des Entoderms nach außen hervor, oft mit ihrer ganzen äußeren Hälfte;

dabei verlassen sie aber keineswegs ihren Platz, da gerade die größeren unter ihnen nach wie vor bis dicht an die freie Innenfläche des Entoderms reichen (Fig. 137, 138). Jene Vorwölbung beruht also nur auf dem ansehnlichen Wachstum der Eizellen. Daher ist auch das Entoderm trotz seiner Dicke zwischen den äußeren Vorwölbungen der Eizellen eingesenkt, und diese Einsenkungen werden von Zellen der Kalotte ausgefüllt. Eine das Entoderm und die Eizellen überziehende Grenzlamelle ist dann noch weniger kenntlich als vorher (S. 74), also offenbar wie in den männlichen Gonanthen im Schwunde begriffen. In dem Maße als die Eizellen sich vergrößern und dichter zusammenrücken, werden auch die zwischen sie eingesenkten Kalottenteile ebenso zusammengepreßt wie zwischen den Eizellen und dem Außenectoderm. Unterdessen geraten alle Entodermzellen an die Innenseite der Eizellen und ordnen sich dort zu einem gleichmäßigen, glatten Epithel an (Fig. 138, 139).

Diese Erscheinung könnte natürlich am einfachsten im Sinne Weismanns als eine Folge eines aktiven Austritts der Eizellen aus dem Entoderm aufgefaßt werden. Da jedoch der Entodermschlauch während dieser Veränderung merklich enger wird, so ist es ausgeschlossen, daß das Entodermepithel an seiner alten Stelle liegen bleibt und nur die Eizellen aus ihm heraustreten; es muß vielmehr angenommen werden, daß es sich unter dem Druck der Eizellen nach innen zusammenzieht. Die Eizellen werden also passiv an die Außenseite des Entodermepithels verlagert, ohne eine Grenzlamelle zu durchbrechen; denn die angebliche Grenzlamelle, die nach Weismann unter den Eizellen glatt hinweglaufen und dann Ausläufer zwischen sie entsenden soll, ist etwas ganz andres.

Während der beschriebenen Entodermverschiebung rücken nämlich die zwischen die Eizellen vorgedrungenen Teile der Kalotte an die Stelle des zurückweichenden Entoderms vor und umwachsen die Eizellen sehr bald allseitig. Allerdings sind die Zellkerne dieses Füllgewebes infolge des von den Eizellen ausgeübten Druckes in der Regel, aber nicht ohne Ausnahmen, auf die Zwickelräume beschränkt; doch bleiben die sie verbindenden, auf die Stärke von Cuticularmembranen reduzierten Zellenleiber stets ebenso deutlich wie die kernhaltigen Strecken (Fig. 139). Und daran ändert sich nichts, wenn später die noch weiter vergrößerten Eizellen den Entodermschlauch so zusammendrücken, daß er mit scharfen Kanten zwischen ihre konvexen Innenflächen vorspringt: ihre eigentliche und vollständige Umhüllung nach der Art von Eifollikeln liefert die ectodermale Kalotte, und sie sind durch dieses Ge-

webe von dem Entoderm völlig geschieden (Fig. 140). Die Einlagerung der Eizellen in eine ectodermale Schicht ist also viel vollständiger, als es WEISMANN infolge einer nicht zutreffenden Deutung annahm.

Nur an einer Stelle, am Scheitel, wird der Entodermschlauch nicht von Eizellen überlagert, sondern nur durch eine dünne Kalottenschicht vom Außenectoderm getrennt. Die Deckschicht der Kalotte bleibt in den weiblichen Gonanthen so wenig wie in den männlichen deutlich gesondert; auf den späteren Entwicklungsstufen ist sie selbst auf kurze Strecken nur schwer und selten nachweisbar. — Das Außenectoderm verdünnt sich über den Ovarien ebenso wie über den Spermarien.

Wie wir sahen, halten VAN BENEDEN und WEISMANN die ursprünglich zweischichtige innere Ectodermkalotte in den Gonanthen von *Hydractinia echinata* für einen echten Glockenkern und glauben ferner eine zwischen ihm und dem Außenectoderm liegende »Entodermlamelle« zu erkennen, so daß die Hauptgrundlagen der Medusenbildung in jenen Keimbehältern nachweisbar seien. Natürlich ist damit die Frage, ob die letzteren als Vorstufe einer Medusenbildung (VAN BENEDEN) oder als rückgebildete Medusen aufzufassen seien (WEISMANN), nicht entschieden, sondern erst gestellt. Doch braucht auf deren Diskussion hier gar nicht eingegangen zu werden, da, wie gesagt, die Befunde und Annahmen beider Forscher nicht zutreffen. Selbst wenn die Gonanthen von *Hydractinia echinata* wirklich die fragliche Entodermlamelle besäßen, so wäre dies für den Vergleich mit echten Hydromedusen ziemlich gleichgültig, nachdem es sich herausgestellt hat, daß eine solche Lamelle in jenen Medusen überhaupt nicht vorkommt, wie meine voranstehenden Untersuchungen an sieben verschiedenen Gattungen — wozu noch *Obelia* und *Clytia* kommen (s. u.) — beweisen. Nun beruht aber des weiteren die Annahme jener Entodermlamelle bei *Hydractinia*, wie ich zeigte, auf einem Irrtum, und so entfällt dieses das Entoderm betreffende Moment überhaupt gänzlich für den Vergleich mit Hydromedusen. Die Gonanthen von *Hydractinia echinata* enthalten zu keiner Zeit eine andre Entodermbildung als den ursprünglichen ungeteilten Entodermschlauch, der folglich ebensowenig wie derjenige in den Gonanthen von *Eudendrium* und *Dicoryne* (S. 66) u. a. Hydropolypen als »Spadix« bezeichnet werden kann.

Folglich bliebe für den Vergleich unsrer Gonanthen mit echten Hydromedusen nur die ectodermale innere Kalotte der ersteren übrig.

Nach ihrer Entstehung aus einer apicalen Verdickung und Einwucherung des Knospenectoderms, die alsdann sich vom letzteren ablöst, um als zweischichtige Kappe die Keimzellen zu umhüllen und in sich aufzunehmen, kann sie allerdings bis zu einem gewissen Grade mit dem Glockenkern einer Medusenknospe verglichen werden. Dies genügt aber noch keineswegs zur Lösung der oben ausgesprochenen Frage, in welchem besonderen Zusammenhang die Gonanthen von *Hydractinia* mit wirklichen Hydromedusen stehen.

Da der Glockenkern nur eine von den integrierenden Grundlagen des Medusenbaues ist, und die andern mindestens ebenso wichtigen Grundlagen, nämlich die Radialschläuche, in den fraglichen Keimträgern vollständig fehlen, kann von einer medusoiden Bildung der Gonanthen von *Hydractinia echinata* nicht wohl die Rede sein. Nun kann man ja allerdings bis auf weiteres die Möglichkeit zugeben, daß dieser Zustand derselben Gonanthen durch eine vollständige Rückbildung der einst vorhanden gewesenen Radialschläuche und aller daraus entwickelten Gebilde herbeigeführt worden sei. Diese vage Möglichkeit könnte aber für die Geschichte der Gonanthen nur dann in Frage kommen, wenn sie von andern tatsächlichen Befunden genügend unterstützt würde. Solche fehlen aber nicht nur in den bisher erörterten Erscheinungen, sondern auch, wie wir sehen werden, in der Entwicklungsgeschichte der Gonanthen überhaupt.

Anderseits ist aber auch die entgegengesetzte Ansicht von der stammesgeschichtlichen Bedeutung der Gonanthen von *Hydractinia*, daß sie nämlich eine Vorstufe der Medusenbildung darstellten, nicht weniger hypothetisch als die zuerst erörterte Möglichkeit. Wenn diese letztere mit der Rückbildung der Radialschläuche rechnet, würde die zweite Hypothese so lauten, daß die Medusenbildung mit einem glockenkernartigen Organ begann, neben dem die Radialschläuche noch fehlten, um erst auf einer weiteren Stufe hinzuzukommen. Aber auch in diesem Fall kann ein irgendwie beachtenswertes Urteil erst nach einer Prüfung möglichst zahlreicher andrer Gonanthen gefällt werden. Vorläufig muß ich mich daher auf die Erörterung beschränken, ob die innere Ectodermkalotte von *Hydractinia* nach ihren jetzt festgestellten Lagebeziehungen einem echten Glockenkern vollständig homolog ist.

In ihrer ersten Anlage entspricht diese Kalotte im allgemeinen allerdings einem sich einsenkenden und aushöhlenden Glockenkern; darauf divergieren aber die beiden Entwicklungsverläufe sehr wesentlich. Der echte Glockenkern paßt sich dem von den peripherischen Radialschläuchen abgesteckten Binnenraume an, liegt also innerhalb der

entodermalen Teile der Umbrella, wobei die Erhebung des Manubrium nur eine sekundäre Erscheinung ist, die, wie sich zeigen wird, auch ausbleiben kann, ohne den Medusenbau aufzuheben (*Eucopella, Campanularia calyculata*). Die Ectodermkalotte von *Hydractinia* umschließt dagegen den ganzen Entodermschlauch, der in der fertigen Meduse überhaupt kein Homologon mehr hat, namentlich nicht im Spadix (S. 76). Würde sich also diese zweischichtige Kalotte selbst ähnlich einer Glockenhöhle aufblähen, so würde der von der Gonade überdeckte Entodermschlauch bloß eine täuschende Ähnlichkeit mit einem Manubrium haben, im Grunde aber jede Homologie mit einem Medusen-innern aufheben. Die Übereinstimmung zwischen einem Glockenkern und der Kalotte bliebe also auf die schon bezeichneten Punkte, den ectodermalen Ursprung und die Beziehung zu den Gonaden, beschränkt, und folglich nur eine ganz allgemeine Homologie. Nimmt man dazu, daß dieselben Homologa andrer Gonanthen (*Cordylophora*, viele *Thecaphora*) sogar die äußere Formähnlichkeit der ersten Kalottenanlage mit einem Glockenkern vollständig vermissen lassen, so wird man jener allgemeinen Homologie keinen höheren Wert beimessen als derjenigen einzelner Embryonalschichten, z. B. des Mesoderms in verschiedenen Tierstämmen. — Ich werde daher alle jene vom ursprünglichen Ectoderm sich ablösenden und nach innen zur Aufnahme der Keimzellen einwuchernden Teile ganz allgemein als Parectoderm oder Innenectoderm bezeichnen. Das außen zurückbleibende Ectoderm behält dann den schon gebrauchten Namen »Außenectoderm«.

12. Clava multicornis (Taf. VII).

Bisher wurden nur die Gonanthen von *Clava squamata* untersucht, der aber die *Clava multicornis*, die zu meinen Beobachtungen diente, sehr nahe steht. Die Gonanthen von *Clava* sprossen gruppenweise an den unverästelten Hydranthen, dicht unter der Tentakelzone. Jede solche Gonanthengruppe entspringt auf einem ganz kurzen gemeinsamen Stiel, der im allgemeinen ebenso wie bei *Tubularia* dadurch entsteht, daß aus der Basis der ersten Knospe neue Knospen hervorwachsen, und diese gemeinsame Wurzel sich später etwas zusammenzieht. Ich sehe daher keinen triftigen Grund, in dieser gemeinsamen Wurzel, die niemals als ein besonderes Individuum zwischen den Gonanthen hervortritt, ein rudimentäres Blastostyl zu erblicken (Harm Nr. 39 S. 118) und bleibe daher bei der schon von Allman und Weismann vertretenen

Ansicht, daß jene Gonanthenstiele nur aus einer Anhäufung von Knospen entstehen, und daß die eigentlichen Träger der letzteren die Hydranthen sind.

Nach Weismann (Nr. 70, S. 21—25) entsteht in männlichen und weiblichen Individuen von *Clava squamata* am Scheitel der hohlen Gonanthenknospe, wahrscheinlich durch Einstülpung des Ectoderms, ein hohler Glockenkern, dessen Vordringen gegen den Entodermschlauch eine doppelwandige Entodermlamelle hervorruft, die ihn wie ein Becher aufnimmt und später ganz umwächst. Unter dem flach gewordenen Glockenkern erhebt sich ein »Spadix« aus der Entodermkuppe. Der wesentlichste Unterschied in beiden Geschlechtern ist der, daß die Spermatoblasten aus dem ectodermalen Überzug des Spadix entstehen, die Eizellen aber im Entoderm des Gonanthen oder im gemeinsamen Stiel eines Gonanthenbündels. Im Hydranthen kämen keine Eizellen vor; auch sei ihre Entstehung aus Entodermzellen nicht nachweisbar, so daß sie möglicherweise aus dem Ectoderm einwanderten. Die Eizellen, von denen stets zwei sich schon in den jüngsten Gonanthen befinden, liegen anfangs unter der Wurzel der Entodermlamelle, d. h. unter dem aufgebogenen Entodermrande, rücken aber später darüber vor und zugleich aus dem Entoderm in den ectodermalen Überzug des Spadix, »also in die untere Wand des Glockenkerns«. — Alle genannten Teile der »Medusenglocke« bleiben lange kenntlich; zuletzt zieht sich aber der Spadix zwischen den Eizellen zurück.

Harm (Nr. 39 S. 123—129) läßt den Glockenkern ebenfalls durch eine Einstülpung entstehen, die den zweischichtigen Entodermbecher erzeugt. Die später einschichtig gewordene Entodermlamelle bleibt sichtbar, nachdem der Glockenkern schon verschwunden ist. Über den Ursprung der Keimzellen erfahren wir folgendes (a. a. O. S. 119—121). Die Eizellen entstehen im Ectoderm der jungen Hydranthen als plasmareiche, intensiv färbbare Elemente mit pseudopodienartigen Fortsätzen; um die Zeit, wann die Gonanthen knospen, sind jene »Keimzellen« sämtlich ins Entoderm übergetreten, wo sie sich zu den eigentlichen »Eizellen« differenzieren und durch Nährzellen vergrößern. Ausnahmsweise finden sich auch im Ectoderm der Gonanthen junge Eizellen, die sich aber nicht weiter entwickeln (a. a. O. S. 127). — Die männlichen Keimzellen entstehen ebenso, ähneln auch den jungen Eizellen außerordentlich; sie wandern noch vor der Bildung des Glockenkerns in das Entoderm der Knospen ein und sammeln sich dann unter dem Glockenkern an (a. a. O. S. 132).

Diese ausführliche Darstellung der Entstehung der beiderlei Keim-

zellen von *Clava squamata* veranlaßte mich, dieselbe Entstehung auch bei *Clava multicornis* genauer zu verfolgen. Ich stimme mit Harm darin überein, daß die Keimzone der Eizellen von *Clava* sich über den Hydranthen und dessen junge Knospen erstreckt und nicht bloß auf die letzteren und ihre Stiele beschränkt ist, wie Weismann annahm; ich kann noch hinzufügen, daß bei *Clava multicornis* junge aber unverkennbare Eizellen auch über der Knospungszone und selbst über der Tentakelzone im Hydranthen vorkommen, dort aber natürlich als aberrante Bildungen einer Rückbildung anheimfallen. Bei dieser Ausdehnung der Keimzone erreichen manche Eizellen im Hydranthen die doppelte Größe der jungen Eizellen in den Knospen; ferner enthalten einige von den allerjüngsten Knospen schon Eizellen, während ältere bereits keulenförmige Knospen solche noch entbehren. Kurz — irgend eine Regelmäßigkeit existiert in der Entwicklung der Eizellen nicht.

Bezüglich der Keimstätte der Eizellen bin ich aber zu ganz andern Ergebnissen gelangt als Harm; denn ich sehe die Eizellen von *Clava multicornis* überall, im Hydranthen und seinen Knospen, ausschließlich im Entoderm entstehen, und zwar in derselben Weise, wie ich es bereits für *Corydendrium* beschrieb.

Die erste Veränderung der sich zur Eizellenbildung anschickenden Entodermzellen besteht darin, daß ihre Kerne sich auf zwei bis drei vermehren (Fig. 167); dann erweitert sich ihre untere Hälfte auf Kosten der zusammengedrückten Nachbarzellen, so daß die ganze Bildungszelle sehr auffallend konisch wird, zugleich vergrößert sich der in der Tiefe befindliche Kern und der glänzende Nucleolus erhält einen hellen Hof oder der größere Teil des Kerns wird durchsichtig (Fig. 167, 168). Endlich verändert sich auch das den wachsenden Kern umgebende Protoplasma: es verdichtet sich zu einer dichten, dunklen Zone, die anfangs noch sehr dünn ist und wie ein dunkler Ring erscheint, aber allmählich an Umfang zunimmt (Fig. 169). Um dieselbe Zeit trennt sich die untere Hälfte der Bildungszelle, die den vergrößerten halben Kern mit der dunklen Plasmazone enthält, von der unveränderten oberen Zellhälfte und stellt nunmehr die junge Eizelle dar. Während des weiteren Wachstums füllt sie den ihr zugewiesenen unregelmäßigen Raum mit ihrem dunklen Plasma völlig aus (Fig. 170); später rundet sich aber dieses so ab, daß es die Nachbarzellen in entsprechende Formen zusammendrückt (Fig. 148 ff.). Die genetische Zusammengehörigkeit der neugebildeten Eizelle mit der sie überlagernden kleinen konischen Epithelzelle kann unter Umständen noch einige Zeit kenntlich bleiben; dies

wird aber undeutlich, sobald die wachsende Eizelle sich unter mehrere Nachbarzellen vorgeschoben und sie abgeplattet hat (Fig. 171).

Diese vollkommen zusammenhängende Entwicklungsreihe der Eizellen im Entoderm von *Clava multicornis* ist noch dadurch zu ergänzen, daß ich im Ectoderm dieses Polypen und seiner Knospen keine Spur von eizellenähnlichen Elementen antraf. Für mich besteht daher kein Zweifel, daß die Eizellen von *Clava multicornis* nur aus umgebildeten halben Entodermzellen hervorgehen. Für die grundsätzlich abweichenden Befunde von Harm bliebe daher, falls sie ebenso evident wären, nur die Erklärung übrig, daß sie eben an einer andern Art derselben Gattung, nämlich an *Clava squamata* erhalten wurden. Ich vermisse aber die Bedingung dieser Erklärung, jene Evidenz der Harmschen Angaben.

Seine »Keimzellen« erscheinen im Ectoderm nur im völlig differenzierten Zustande und durchaus verschieden von dessen Epithelzellen, sowie von den jüngsten Eizellen: kleiner als diese, mit einem Kern, der kleiner ist als selbst die normalen Entodermkerne, aber mit durchweg dunklem Protoplasma und Pseudopodien. Ihre Abstammung von Ectodermzellen ist also keineswegs evident, sondern bestenfalls wegen ihrer Lage wahrscheinlich. Unverändert treten sie alsdann ins Entoderm über, wo Harm später ohne alle Übergänge die jungen Eizellen in der beschriebenen, durchaus abweichenden Bildung antraf. Also auch hier fehlt ein gesicherter Zusammenhang zwischen den Harmschen Keimzellen und den wirklichen Eizellen, der vielmehr nur aus ihrer Lage in derselben Körperschicht des Polypen, dem Entoderm erschlossen wurde. Den Ausschlag gibt aber meines Erachtens die folgende Tatsache.

Wie bei zahlreichen andern Hydropolypen sehe ich auch bei *Clava multicornis* recht häufig coccidienartige Körper mit relativ kleinem Kern, sehr dunklem Plasma und zackigen Umrissen sowohl im Ectoderm als auch bisweilen an der entodermalen Seite der Grenzlamelle; sie sind also in ihrer Organisation und ihrem Vorkommen mit Harms Keimzellen identisch, verändern sich auch ebensowenig — außer gelegentlich durch reichliche Kernvermehrung — und haben mit den Eizellen, die sich neben ihnen entwickeln, nichts zu tun. Auf Grund dieser Tatsachen zweifle ich nicht daran, daß Harm in seinen »Keimzellen« jene Parasiten vor Augen hatte; und dies um so mehr, als Harm, wie gesagt, den Beweis schuldig blieb, daß die angeblichen Keimzellen aus Ectodermzellen hervorgingen und sich in Ei- oder Samenzellen verwandelten, während ich anderseits ihnen ähnliche Vorstufen wirklicher Geschlechtszellen in den zahlreichen Fällen, wo ich deren Entwicklung in ununter-

brochenem Zusammenhange verfolgte, vor allem bei *Clava* selbst, dann bei *Corydendrium, Hydractinia, Sertularia, Gonothyraea, Obelia* stets vermißt habe. — Dagegen bezweifle ich nicht die Beobachtung von Harm, daß ausnahmsweise wirkliche, aber abortive Eizellen im Ectoderm von *Clava* anzutreffen sind, worauf ich später zurückkomme.

Über die männlichen Keimzellen von *Clava multicornis* kann ich nur aussagen, daß ich sie weder im Außenectoderm noch im Entoderm der Knospe oder gar des Hydranthen gesehen habe, und ihre Entwicklung nur in das aus dem sogenannten Glockenkern, d. h. aus dem Innenectoderm hervorgehende Spermarium selbst verlegen kann. Ich schließe mich also darin Weismann und Thallwitz an; die Angaben Harms über die Samenzellen von *Clava* sind natürlich ebenso zu beurteilen wie diejenigen über die Eizellen.

Ich wende mich nun zur Entwicklungsgeschichte der weiblichen Gonanthen von *Clava multicornis.* Sobald sie annähernd kuglig oder fingerförmig geworden sind, zeigt sich an ihrem Scheitel eine Veränderung des Ectoderms (Fig. 148). Durch Zellteilungen sondert sich an der Grenze der Entodermkuppe ein Zellenhäufchen, das sich gelegentlich, noch bevor es die Grenze des Ectoderms überschritten hat, vom übrigen Ectoderm scharf absetzt und dann in Gestalt eines Kugelsegments auf dem Entoderm ruht (vgl. Fig. 172). Stets ist dieses künftige Innenectoderm (Glockenkern aut.) von einer einfachen Fortsetzung des Außenectoderms bedeckt und veranlaßt eher eine Erhebung als eine Einsenkung des Knospenscheitels, so daß seine Entstehung durch eine Einstülpung des ursprünglichen Ectoderms völlig ausgeschlossen ist. Erst später zeigt sich ausnahmsweise über dem bereits in das Entoderm eingesenkten Innenectoderm eine kleine Delle an der Außenfläche der Knospe, wie es auch Weismann und Harm sahen, was aber nicht ein Rest von der ersten Anlage des Innenectoderms, sondern nur eine gelegentliche Folge derselben ist (Fig. 154). Die Zellen des sich sondernden Innenectoderms ordnen sich bald radiär zum Scheitel an, vermehren und strecken sich, bis das ganze Gebilde linsenförmig wird und mit der untern Hälfte sich in das Entoderm vorwölbt (Fig. 149, 150). Zuletzt rückt es ganz aus dem Ectoderm heraus, das sich darüber wieder zu einem gleichmäßigen Epithel zusammenzieht (Fig. 151, 152).

Dieses linsenförmige Innenectoderm zeigt bisweilen schon eine kleine excentrische Höhlung und plattet sich alsdann unter gleichzeitiger Vergrößerung immer mehr ab; dabei erhält es einen zugeschärften Rand, und die Delle des Entoderms, in der es ruht, wird immer flacher. Dies geschieht oft nicht gleichmäßig, sondern auf einer Seite schneller

als auf der andern, wie es die zwei derselben Knospe entnommenen Durchschnitte Fig. 154, 155 beweisen. Links ist der scharfe Rand des Innenectoderms durchweg vorhanden, rechts fehlt er in Fig. 154 so vollständig, daß das Entoderm mit einer etwas aufgebogenen Kante das abgerundete Innenectoderm umgreift, gerade so wie es in den jüngeren Knospen das linsenförmige Innenectoderm rundum einfaßt. Einige Schnitte weiter ist aber das Bild verändert (Fig. 155): die Abplattung und Ausbreitung des Innenectoderms hat nun auch auf der rechten Seite begonnen und die Kante des Entoderms vollständig niedergedrückt, so daß dieses statt einer Delle eine ganz ebene Oberfläche unter dem Innenectoderm zeigt.

Schon zu der Zeit, wann die Anlage des Innenectoderms noch ganz oder zur Hälfte im Außenectoderm liegt, sieht man die äußeren Zellen der Anlage sich von dem Kern ablösen (Fig. 150, 172, 173); dies wird noch deutlicher an dem abgeplatteten, scharfrandigen Innenectoderm, an dessen Oberseite sich sehr bald eine mehr oder weniger zusammenhängende Zone zwischen dem Rande und dem Scheitel von der soliden oder hohlen Kernmasse getrennt hat (Fig. 153—158). Diese Zone verwächst später auch am Scheitel zu einer den Kern oder das eigentliche Innenectoderm vollständig überdeckenden »Außenkappe«, deren Rand sich abwärts auch über die seitlichen Teile des Entoderms vorschiebt (Fig. 159—162). Bevor dies geschieht, kann aber zwischen diesem Rande der Kappe und dem Entoderm ein sehr merklicher Abstand bestehen, indem sich das centrale Innenectoderm oder die Eizellen dazwischen schieben (Fig. 153, 157); wie denn überhaupt alle hier in Betracht kommenden Vorgänge ziemlich unregelmäßig verlaufen.

Durch die Entwicklung der Kappe unterscheidet sich das Innenectoderm von *Clava* von demjenigen der *Hydractinia*; dagegen ist jene Kappe nach den Beschreibungen und Abbildungen von Weismann und Harm zweifellos identisch mit der »Entodermlamelle« dieser Beobachter, die bei *Clava squamata* angeblich aus der Kante des Entoderms hervorgehe, die das linsenförmige Innenectoderm (Glockenkern) anfangs umgreift. Diese Auffassung liegt allerdings sehr nahe, wenn man im Hinblick auf die vielberufene Entodermlamelle der Hydromedusen an den Knospen von *Clava* die Längsdurchschnitte mit dem linsenförmigen, von der aufgebogenen Entodermkante umfaßten Innenectoderm nur mit dem Durchschnittsbilde des vollständig abgeplatteten Innenectoderms vergleicht, in dessen Umkreise die Entodermkante verschwunden und dafür eine Lamelle sichtbar ist, die oft oder meist bis an das Entoderm reicht. Denn nichts scheint dann natürlicher, als die

Identifizierung der früheren Entodermkante mit der vorher nicht bemerkten Lamelle. Und doch ist diese Deutung nach meinen Beobachtungen durchaus unrichtig.

Erstens verliert sie dadurch, daß eine Entodermlamelle bei den Hydromedusen gar nicht existiert, die Stütze der Analogie in gleicher Weise, wie es für *Hydractinia* ausgeführt wurde (S. 76); namentlich aber ergibt sich bei genauer Prüfung aller Zwischenstufen das Unzureichende jenes Vergleichs von nicht unmittelbar zusammenhängenden Zuständen[1]. Die fertige Kappe des Innenectoderms oder die vermeintliche Entodermlamelle hängt eben niemals mit dem Entoderm zusammen, sondern ist stets deutlich von ihm getrennt, bisweilen, wie vorhin bemerkt, durch einen recht merklichen Abstand; entscheidend sind ferner die Beobachtungen, daß die erste Anlage der Kappe sich oft schon innerhalb des ursprünglichen Ectodermepithels zeigt, und daß anderseits die aufgebogene Entodermkante, woraus die »Entodermlamelle« entstehen sollte, verstreicht, ehe eine lamellöse Kappe sichtbar wird (Fig. 155, 157).

Die scheinbare »Entodermlamelle« von *Clava multicornis* entsteht also nicht aus dem Entoderm, sondern spaltet sich als ectodermales Blatt (Außenkappe) vom Innenectoderm (Glockenkern aut.) ab; und da die Gonanthen von *Clava squamata* auf den einzelnen von Weismann und Harm erwähnten Entwicklungsstufen sich ebenso verhalten wie *Clava multicornis*, so fehlt jeder Anlaß, für sie eine völlig andere Entwicklung anzunehmen.

Die übrigen Entwicklungserscheinungen in den weiblichen Gonanthen von *Clava* hängen hauptsächlich mit der Lage der Eizellen im Entoderm zusammen. In der Regel erhält jeder Gonanth allerdings zwei Eizellen; es finden sich aber doch nicht selten Gonanthen mit je einer oder selbst drei Eizellen (Fig. 150, 161, 163). Die im Gonanthen von Anfang an vorhandenen oder in ihn einwandernden Eizellen rücken während seines Wachstums aufwärts; sie liegen dabei beständig in tiefen Nischen des Entoderms, indem sie es gegen die Entodermhöhle entsprechend verdünnen. Die Art und Weise, wie sie bis zum Innenectoderm vordringen, ist jedoch verschieden nach dem Zeitpunkt, wann es geschieht.

[1] Ich bemerke dazu, daß die sichere Feststellung der Entwicklung des Innenectoderms nicht ganz leicht ist, weil die nach allen Seiten divergierenden Knospen eine bestimmte Orientierung für die Durchschnitte erschweren oder ausschließen. Ich habe deshalb die vollständigen Durchschnittsserien von rund 30 Hydranthen von *Clava multicornis* mit ihren meist recht zahlreichen Gonanthen untersucht, ehe ich die mitgeteilten Angaben für gesichert hielt.

Ich beginne mit dem Hergang in den jungen Gonanthen, deren Entodermkuppe von dem noch linsenförmigen Innenectoderm eingebuchtet ist und daher eine aufgebogene Kante besitzt (Fig. 148—152). Die sich ihr nähernden Eizellen sollten nach Weismanns Ansicht diese Kante, die angebliche Wurzel der Entodermlamelle, überschreiten und dann auf ihr ruhen, worauf ein zapfenförmiger Auswuchs der Entodermkuppe als Spadix zwischen ihnen aufsteigen sollte. Diese Angaben bestätigen sich aber nicht.

Wenn man sich nicht auf einzelne Durchschnittsbilder beschränkt, sondern zahlreiche Schnittserien durchmustert, erhält man eine geschlossene Stufenreihe vom Vorrücken der Eizellen. Sobald sie in ihren Nischen bis an die Entodermkuppe gelangt sind, klemmen sie jederseits zwischen sich und das linsenförmige Innenectoderm eine Falte des Entoderms samt seiner oberen aufgebogenen Kante, der angeblichen Wurzel der Entodermlamelle ein (Fig. 152); unter ihrem fortdauernden Druck verdünnen sich diese beiden Falten und ziehen sich zuletzt in den Mittelteil der Entodermkuppe zurück, wobei natürlich auch jene »Wurzel der Entodermlamelle« verschwindet (Fig. 149, 150).

Dann berühren beide Eizellen das Innenectoderm und fassen die zusammengedrückte Entodermkuppe zwischen sich, während die tiefere seitliche Entodermkante, auf der sie ruhen, dieselbe Nischenwand ist, die schon vor dem Schwunde der oberen Kante existierte, also mit dieser nicht identisch sein kann (Fig. 153, 156).

Mit andern Worten: die vorrückenden Eizellen übersteigen nicht die obere Entodermkante, um auf ihr, also der Entodermkuppe selbst, ruhen zu bleiben, sondern bringen sie zum Schwunde und liegen neben der zwischen ihnen eingeklemmten Entodermkuppe, die nur täuschender Weise als ein neu hervorgewachsener Spadix erscheint. Denn die Querdurchschnitte zeigen, daß der vermeintliche Spadix überhaupt kein zapfenförmiges Gebilde ist, sondern sich zwischen den Eizellen hindurch bis an das Außenectoderm und um die Eizellen sich so ausbreitet, daß diese immer noch in vollkommenen, tiefen Entodermnischen liegen (Fig. 164, 165). Längsdurchschnitte in der eben angegebenen Richtung zwischen den Eizellen hindurch zeigen denn auch eine scheinbar unveränderte Entodermkuppe (Fig. 159).

Sobald die Eizellen das Innenectoderm erreicht haben, beginnt auch dessen Metamorphose, namentlich die Abspaltung der Kappe von dem sich aushöhlenden Kern, worauf sie noch einige Zeit über den Eizellen lagert und vom Entoderm entfernt bleibt (Fig. 153).

In seltenen Fällen sah ich die Eizellen sich der Entodermkuppe

erst in späterer Zeit nähern, nämlich dann, wann das Innenectoderm schon ganz flach und die Endfläche der Entodermkuppe ganz eben geworden war, wobei ihre Ränder sich abrundeten (Fig. 157). Dann wurden diese von den herangerückten Eizellen offenbar einfach niedergedrückt und der zwischen ihnen liegende Mittelteil der Entodermkuppe wie in den erstbeschriebenen Fällen zusammengedrückt.

Alle diese Befunde bestätigen einmal, daß es in den Gonanthen von *Clava* eine Entodermlamelle nicht gibt, und daß auch der angebliche Spadix auf einer Täuschung beruht. Weitere Zeugnisse dafür bringt die Untersuchung der späteren Entwicklungsstufen.

In dem Zustande der Gonanthen, den ich als den gewöhnlichen, regelmäßigen nach dem Vorrücken der Eizellen bis in die Entodermkuppe beschrieb, liegen die beiden Eizellen noch immer in mehr oder weniger tiefen Buchten des Entoderms, sind also aus ihm noch nicht herausgetreten (Fig. 156, 160). Dies geschieht erst später und allmählich, aber nicht durch aktive Ortsveränderung der Eizellen, sondern rein passiv dadurch, daß das zwischen ihnen eingeklemmte Entoderm sich zurückzieht (Fig. 162). Offenbar ist dabei vor allem der Druck der wachsenden Eizellen auf jenes Entoderm mit tätig; denn es kann gelegentlich in seinem Mittelteil zu einer dünnen Lamelle zusammengepreßt sein (Fig. 165). — Unterdessen wächst die Kappe des Innenectoderms über die Oberfläche der Eizellen aus, bedeckt sie außen ganz und erstreckt sich bisweilen noch darüber hinaus auf die Außenseite des Entoderms (Fig. 160, 161, 166). Das centrale sackförmige Innenectoderm folgt dieser Ausbreitung seiner Kappe nicht und bleibt größtenteils über der zusammengedrückten Entodermkuppe liegen, während nur sein Rand sich ein wenig auf die Eizellen vorschiebt[1].

Bisweilen stülpt sich sein Scheitel als hohler Zapfen in das Außenectoderm vor, wie ich es häufiger in den männlichen Gonanthen antraf (Fig. 163); anderseits kann es der sich zurückziehenden Entodermkuppe folgend sich zwischen die Eizellen einkeilen. Im ganzen beginnt es, wie schon Harm angab, sehr frühe sich zurückzubilden und zu atrophieren, während die Kappe länger ausdauert und zuletzt die Eizellen über dem abgeflachten Entodermschlauch allein bedeckt. Ich muß daher Harm gegen Weismann beistimmen, daß die Eizellen von *Clava* niemals in einen Teil des »Glockenkerns« oder des centralen Inner-

[1] Dies widerspricht ebenfalls der Annahme einer Entodermlamelle, denn eine Schicht, die wie die Kappe die Eizellen und den angeblichen Spadix rundum überzieht, hat allenfalls die Lagebeziehungen eines Manubrium-Ectoderms und nicht diejenigen eines umbrellaren Entoderms.

ectoderms eintreten; und selbst wenn man sich von dem ectodermalen Ursprung der Kappe überzeugt hat, genügt dies nicht, um damit einen Übertritt der von ihr bedeckten Eizellen in das Ectoderm zu konstruieren. Denn erstens verlassen sie das Entoderm, wie wir sahen, ganz passiv und zweitens bleiben sie mit ihm auf einer Seite ebensogut in Berührung, wie sie auf der andern Seite von der Kappe überzogen werden, während die sonst in dieser Frage herangezogene Grenzlamelle unkenntlich bleibt.

Dies finde ich besonders gut durch jene Gonanthen illustriert, die nur je eine Eizelle enthalten[1]. Natürlich wird durch ihr Vorrücken gegen die Entodermkuppe diese seitlich verschoben (Fig. 161); sobald aber die letztere sich zurückgezogen hat, lagert sich die Eizelle, und zwar bisweilen ziemlich frühe, gerade unter das Innenectoderm, bleibt also genau zwischen diesem und dem Entoderm liegen (Fig. 163). Wenn aber die passive Verlagerung der Eizellen an die Außenseite des Entoderms *Clava* und *Hydractinia* gemeinsam zukommt, so bleibt doch der Unterschied bestehen, daß die Eizellen bei *Hydractinia* vom Innenectoderm völlig umsponnen, bei *Clava* dagegen nur überdeckt werden.

Die männlichen Gonanthen von *Clava multicornis* unterscheiden sich von den weiblichen nur darin, daß ihre Keimzellen, wie ich nach Weismanns Vorgange (S. 79) annehme, aus dem Innenectoderm hervorgehen; im übrigen zeigen sie nur untergeordnete Eigentümlichkeiten. Die erste Anlage des Innenectoderms zeigt sich wiederum als eine deutlich gesonderte solide Zellenmasse innerhalb des ursprünglichen Ectodermepithels, aus dem sie allmählich hervortritt (Fig. 172, 173); von einer Einstülpung jenes Ectoderms habe ich dabei nichts gesehen. Auch die Ablösung der Außenkappe von dem Kern des Innenectoderms beginnt meist schon im Außenectoderm; und sobald diese Teile aus dem Außenectoderm ganz hervorgetreten sind, wachsen sie ansehnlich unter Abplattung und Verbreiterung (Fig. 175). Der Kern des Innenectoderms wird dabei flach kegelförmig und hohl, die Kappe zu einer breiten Zone, die am Entoderm oder dicht darüber mit scharfem Rande ausläuft, ohne sich mit ersterem zu verbinden. Eine Entodermlamelle existiert natürlich nicht; auch habe ich an den sämtlichen von mir untersuchten männlichen Gonanthen von *Clava multicornis* jede Spur einer spadixähnlichen Bildung des Entodermschlauchs vermißt.

[1] Selbstverständlich wurde ein solcher Befund nicht aus einzelnen Durchschnitten, sondern aus den ganzen Schnittserien festgestellt. Es mag noch erwähnt sein, daß ich solche Gonanthen einmal in größerer Zahl in einem Hydranthen antraf.

Dies steht natürlich in keinem Widerspruch mit den Befunden an den weiblichen Gonanthen. Denn da der vermeintliche Spadix dort nur von dem, durch die Eizellen zusammengedrückten Mittelteil der Entodermkuppe vorgetäuscht wird, so kann die letztere in den männlichen Gonanthen in Ermangelung der Eizellen nur durch das darüberliegende umfängliche Innenectoderm abgeplattet werden. Möglicherweise entsteht aber die niedrige centrale Erhebung des Entoderms, die Weismann in älteren männlichen Gonanthen von *Clava squamata* beobachtet hat, auch in denen von *Clava multicornis*, sobald sie älter geworden sind, als wie sie mir vorlagen.

Während das eigentliche Innenectoderm noch kegelförmig ist, dringt seine Spitze als hohler Knauf in das apicale Außenectoderm ein (Fig. 174, 176) und diese Bildung erhält sich noch auf den folgenden Entwicklungsstufen, weshalb ich vermute, daß sie die spätere Eröffnung des reifen Gonanthen vorbereitet. Dann beginnen die Seitenteile des Innenectoderms zu schwellen und die centrale Höhlung zu verengern, während die Kappe sich verdünnt und über jene Seiten ausbreitet. Das auf diese Weise hergestellte, aber noch unreife Spermarium hat die Form einer Halbkugel mit eingeschlossener axialer Höhlung, die von einem einfachen Epithel überdeckt ist (Fig. 176). Die Hodenmasse besteht noch aus indifferenten rundlichen Zellen, und nur in der seitlichen Auskleidung der Höhle erscheinen etwas gestreckte Zellen, ohne jedoch ein deutlich abgesetztes Epithel zu bilden. Nachdem die Höhlung völlig zusammengedrückt und verschwunden ist, erkennt man auch immer die Reste der zu einem unregelmäßigen axialen Strange zusammengerückten gestreckten Zellen, so daß die Annahme begründet ist, daß dieser Teil des Innenectoderms nicht zu Spermatoblasten, sondern zu einem das Spermarium durchsetzenden Füllgewebe bestimmt ist. Weismann hat diese Zellen bereits beschrieben und den axialen Strang für den Ectodermüberzug des »Spadix«, dagegen die äußere Decke des Spermarium für das Subumbrellarepithel erklärt. Nach der Auseinandersetzung über die Weismannschen Deutungen unsrer Gonanthen, die ich weiter oben darlegte, brauche ich auf die obigen Bezeichnungen wohl nicht weiter einzugehen.

Die Gonanthen von *Clava* haben in Bau und Entwicklung, und abgesehen von dem Ursprung der Keimzellen, noch die meiste Ähnlichkeit mit denen von *Hydractinia echinata*. Beide Gattungen stimmen darin überein, daß sie in ihren Gonanthen ein Innenectoderm entwickeln, das ähnlich wie ein Glockenkern entsteht, die Keimzellen überdeckt

und durchsetzt, und daß der Entodermschlauch durch die Eizellen mehr oder weniger unregelmäßig zusammengepreßt wird, bis er sich unter ihnen wieder glatt zusammenzieht. Der Hauptunterschied besteht darin, daß das Innenectoderm von *Hydractinia* sich in ein plattes Säckchen verwandelt, ohne sich weiter zu sondern, und mit seinen zwei Blättern die Keimzellen nicht nur überdeckt, sondern auch umwächst, wogegen sich bei *Clava* von dem ähnlichen sackförmigen Innenectoderm eine äußere Kappe abspaltet und die eigentliche Hülle der Gonade darstellt, worauf das Säckchen wenigstens in den weiblichen Gonanthen untätig zugrunde geht.

So wenig wie bei *Hydractinia* läßt sich bei *Clava* ein Medusenbau in den Gonanthen nachweisen. Was ich schon früher über die Ähnlichkeit des Innenectoderms von *Hydractinia* mit einem Glockenkern sagte (S. 77), gilt ebenso für *Clava*: wenn man auch eine ganz allgemeine Homologie dieser beiden Teile zugestehen muß, so fehlen doch die übereinstimmenden Lagebeziehungen und gar für einen wirklichen Medusenbau die mindestens ebenso unentbehrlichen entodermalen Anlagen. Denn das, was die früheren Beobachter für einen Spadix und eine Entodermlamelle hielten, hat sich eben nach Ursprung und Lagebeziehungen als etwas ganz andres erwiesen. Die am meisten an einen Spadix erinnernde Bildung der weiblichen Gonanthen wächst überhaupt nicht in den »Glockenkern« oder das centrale Innenectoderm hinein, wie in einer Medusenknospe, sondern ist die an ihrem Platz zusammengedrückte Entodermkuppe selbst, die zudem anfangs zwischen den Eizellen unmittelbar an das Außenectoderm anstößt (Fig. 164, 165) — eine Lage, die für einen Spadix ganz ausgeschlossen ist.

Ferner ist die vermeintliche Entodermlamelle, die Außenkappe, nicht nur ectodermalen Ursprungs und wächst von oben herab, statt umgekehrt, sondern nimmt auch eine Lage ein, die für eine umbrellare Entodermschicht ganz undenkbar ist, da sie einerseits die Eizellen und anderseits die Entodermkuppe direkt überzieht (Fig. 166). Und selbst wenn der Nachweis erbracht würde, daß ich mich geirrt hätte, und die Entodermlamelle bei *Clava* zu Recht bestände, so wäre damit keine wirkliche Homologie unsrer Gonanthen mit den Hydromedusen, sondern im Gegenteil ein sehr wesentlicher Unterschied zwischen beiden festgestellt, da bei den Hydromedusen eine primäre Entodermlamelle und vollends mit den genannten Lagebeziehungen, wie ich genugsam erörtert habe, gar nicht vorkommt.

Wollte man endlich das Fehlen der wichtigsten Medusenteile in den Gonanthen von *Clava* durch eine weit vorgeschrittene Rückbildung

erklären, so drehte man sich zunächst im Kreise herum. Denn durch die Untersuchung dieser Gonanthen sollte ja erst festgestellt werden, ob in ihnen die unzweifelhaften Rudimente aller wichtigen Medusenteile vorhanden seien, um dann zutreffendenfalls dieselben Gonanthen für rückgebildete Medusen erklären zu können. Mit dem negativen Ergebnis ist die Frage allerdings noch nicht endgültig abgetan, aber doch wenigstens sichergestellt, daß die unmittelbare Beobachtung keinen Anlaß zu jener Erklärung bietet.

Unter den Befunden meiner Untersuchung an *Clava multicornis* sind endlich noch die auf den Ursprung der Keimzellen bezüglichen besonders hervorzuheben. Wenn die Theorie VAN BENEDENS vom zweifachen Ursprung der Keimzellen (entodermale Eizellen, ectodermale Samenzellen) für *Hydractinia*, für die sie zuerst aufgestellt wurde, gerade nicht zutrifft, so liefert doch *Clava* ein ausgezeichnetes Beispiel eines solchen Verhaltens, indem die Entstehung der Spermatoblasten im Innenectoderm ebenso sichergestellt ist, wie die Herkunft der Eizellen aus dem Entoderm. Ebenso bestimmt läßt sich nachweisen, daß die weibliche Keimzone nicht nur im Hydranthen liegt, sondern sich bis in die Knospen hinein erstreckt, eine Ausdehnung der Keimzone, die uns schon bei den weiblichen *Pennaria* und den männlichen *Hydractinia* begegnete, und deren Bedeutung für die Stammesgeschichte der Gonanthen und Medusen in dem vergleichenden Teil dieser Arbeit gewürdigt werden soll.

Nicht minder interessant ist der Umstand, daß manche Eizellen von *Clava multicornis* schon durch den Ort ihrer Entstehung — in der oberen Hälfte des Hydranthenköpfchens — dem Untergange geweiht sind, was sonst nur bei den auf ihrer Wanderung fehlgegangenen Eizellen (*Podocoryne* S. 26, *Pennaria* S. 48, *Sertularia*, *Aglaophenia*, *Halecium* usw.) vorkommt. Auch dieser Umstand ist geeignet, auf gewisse allgemeine Fragen ein neues Licht zu werfen.

13. Coryne pusilla (Taf. VII).

Die anfangs kugligen und dann birnförmigen Gonanthen von *Coryne pusilla* sitzen ebenso wie diejenigen von *Clava* nicht an Blastostylen, sondern an normalen Hydranthen, und zwar an der proximalen Hälfte der Köpfchen, etwa so wie die Gonanthen von *Eudendrium rameum* und *Eudendrium racemosum*. Die Kenntnis ihrer Entwicklung verdanken wir WEISMANN (Nr. 70, S. 50—54). Schon an den jüngsten Knospen verdickt sich der Scheitel des Entodermschlauchs zu einem

Ballen, der sich alsbald in drei Schichten sondert: zu unterst die definitive Epitheldecke des Schlauchs, darüber die Keimzellenmasse und zu oberst, unmittelbar unter dem Ectoderm, die dünne »Entodermlamelle«. Unter dieser letzteren, sowie zwischen der Keimzellenlage und dem Entodermschlauch (Spadix, Weismann) entstehen hyaline Membranen. In der weiblichen Keimzellenmasse sondern sich die Eizellen von einem sie deckenden kleinzelligen Epithel, worin Weismann das Homologon der beiden Schichten des Glockenkerns (Subumbrellarepithel, Manubrium-Ectoderm) erblickt; die Epithelzellen füllen die oberflächlichen Spalten zwischen den Eizellen, und in der Tiefe des Ovarium finden sich ebenfalls kleine Zellen, die eine »Muskellage« darstellen. Unter den Eizellen bleiben einige im Wachstum zurück, um zuletzt als »Nährzellen« sich ganz aufzulösen.

Wie schon die Namen der Einzelteile besagen, steht der Medusenbau der Gonanthen von *Coryne* für Weismann fest; da jedoch der Glockenkern im Gegensatz zu seinem typischen Verhalten nicht aus dem Ectoderm, sondern aus dem Entoderm hervorgeht, so denkt Weismann an die Möglichkeit, daß einzelne Ectodermzellen in das Entoderm einwanderten und dort sich zu der normalerweise ectodermalen Glockenkernanlage vereinigten.

An einigen Stöckchen von *Coryne pusilla*, die ich auf andern, aus Helgoland stammenden Hydropolypen fand, konnte ich mich davon überzeugen, daß die Beschreibung Weismanns von der Entstehung der Keimzellen und der sie umgebenden Gewebe aus dem Entoderm richtig ist, und ferner, daß ein Unterschied der männlichen und der weiblichen Gonanthen anfangs nicht vorhanden ist. Ich halte mich daher vorherrschend an die weiblichen Gonanthen. An jungen, halbkuglig vorragenden Knospen ist die Kuppe des Entodermschlauchs bereits verdickt (Fig. 141); die dem Hohlraum zugewandten Epithelzellen sind wenig verändert, über ihnen befindet sich aber eine kompakte Masse dunkler und kleiner, also jugendlicher, durch wiederholte Teilungen entstandener Zellen. Diese Entodermverdickung wird alsbald durch eine quere Spalte und eine in ihr entstandene Grenzlamelle in zwei Hälften geteilt (Fig. 142). Die untere Hälfte umfaßt jene weniger veränderten, die Entodermhöhle begrenzenden Epithelzellen und wird nun zur Decke des definitiven Entodermschlauchs; die obere kleinzellige Hälfte, die als flache, in der Mitte dickere und am Rande zugeschärfte Kappe auf dem Entodermschlauch ruht, sondert sich wieder in zwei Schichten. Dies geschieht dadurch, daß die dem Ectoderm anliegenden Entodermzellen sich in

einer zusammenhängenden Schicht abplatten und von dem darunterliegenden Zellpolster abheben; dieses schon in seiner Anlage gewölbte Deckepithel bleibt aber an seinem Rande mit dem tieferen Zellpolster verbunden, so daß die ursprüngliche und dauernde Zusammengehörigkeit beider Teile nicht zweifelhaft sein kann. Ein Zusammenhang des Deckepithels mit dem sekundären Entodermschlauch, wie ihn Weismann noch an vorgeschrittenen männlichen Gonanthen abbildet (Nr. 70, Taf. XIII, Fig. 4, 5, 16) kommt nach meinen Beobachtungen zu keiner Zeit vor. Anfangs ist an der Unterseite des Deckepithels eine Grenzlamelle nicht vorhanden; später ist aber jene Unterseite allerdings so scharf begrenzt wie von einer solchen Lamelle.

Das unter dem Deckepithel befindliche dicke Zellenpolster oder die künftige Gonade enthält anfangs größere und kleinere Zellen ungeordnet nebeneinander; allmählich wird dieser Unterschied bedeutender und die größeren Zellen verwandeln sich in Eizellen mit großem hellen Kern und einer ihn umgebenden dunklen Plasmazone, während die kleineren Zellen die Zwischenräume zwischen den Eizellen ausfüllen (Fig. 143). Nicht selten traf ich jedoch an solchen weiblichen Gonanthen unverkennbare Eizellen in dem sekundären Entodermschlauch, und zwar unmittelbar unter der Gonade an, die sich gerade so wie die jüngsten Eizellen von *Corydendrium*, *Clava* u. a. als Abspaltungsprodukte benachbarter Entodermzellen darstellen (Fig. 143—145). Diese Eizellen liegen teils noch der Grenzlamelle dicht an, teils ist aber die letztere über ihnen deutlich unterbrochen, aufgelöst, und die Zellen ragen mehr oder weniger in die Gonade vor; sie sind also zweifellos in der Einwanderung in die Gonade begriffen. Da nun der entodermale Ursprung dieser Nachzügler besonders evident ist, kann auch für die übrigen, erst in der Gonade sich differenzierenden Eizellen ein andrer Ursprung gar nicht vermutet werden.

Die kleinen Interstitialzellen des Ovarium passen sich natürlich den Zwischenräumen zwischen den kugligen Eizellen an. Wo die letzteren an der Oberfläche und in der Tiefe Zwickelräume freilassen, sammeln sich jene kleinen Zellen in Nestern an, die durch dünne, in den engeren Zwischenräumen verlaufende Stränge miteinander zusammenhängen (Fig. 145, 146). Selbst nachdem die Eizellen schon ansehnlich herangewachsen sind, erscheinen die Interstitialzellen noch in der ganzen Dicke des Ovarium in vollständigem Zusammenhange, bilden also in ihrer Gesamtheit ein die Eizellen umspinnendes, kontinuierliches Füllgewebe, dem sich am Rande das Deckepithel der Gonade anschließt. Erst gegen das Ende der Reifezeit, wann die großen Eizellen sich mit ebenen

Flächen aneinander und an das Entoderm pressen, verschwinden unter ihrem Druck die zwischenliegenden Teile des Füllgewebes, so daß nur seine oberflächliche Schicht übrig bleibt (Fig. 147). Aber die Unregelmäßigkeit dieser Schicht, ihre langen, zwischen die Eizellen sich einsenkenden Fortsätze und ihre Verlötung mit dem ebenfalls in Auflösung begriffenen Deckepithel beweisen hinlänglich, daß es sich dabei nicht um ein selbständiges Epithel, sondern nur um die Reste des früheren Füllgewebes handelt.

Daß ein Teil der Eizellen frühzeitig im Wachstum zurückbleibt und sich dann auflöst, also wohl die Rolle von Nährzellen spielt (Weismann), halte ich ebenfalls für sehr wahrscheinlich; denn ich habe sehr häufig die Reste von solchen Eizellen, namentlich ihrer unverkennbaren Kerne zwischen und auf den reifenden großen Eiern gesehen (Fig. 147). — Zuletzt überziehen das ganze Ovarium und sein Deckepithel, ähnlich wie bei *Hydractinia*, den ganzen Entodermschlauch und drücken ihn dabei mehr und mehr zu einem bloß axialen Gebilde des Gonanthen zusammen. Seine letzten Schicksale habe ich aber nicht verfolgen können.

Die Spermarien unterscheiden sich nur darin von den Ovarien, daß die Teilungsprodukte der Spermatoblasten das Füllgewebe verdecken, und daß der Entodermschlauch während seiner Umwachsung durch die Hoden häufig eine etwas unregelmäßige Form annimmt.

Obgleich die Beobachtungen Weismanns und die meinigen über Bau und Entwicklung der Gonanthen von *Coryne pusilla* in dem wichtigsten Punkt, nämlich darin übereinstimmen, daß die zwischen dem Ectoderm und dem Entodermschlauch gelegenen Teile entodermalen Ursprungs sind, gehen unsre Deutungen derselben vollkommen auseinander. Er ist nämlich der Ansicht, daß der »entodermale Glockenkern« dieser Gonanthen und die ihn von Anfang an kappenförmig überziehende »Entodermlamelle« eine so »vollständige Homologie« mit den gleichnamigen Teilen einer Meduse darstellten, daß jener entodermale Glockenkern von einem ectodermalen, und zwar der nächstverwandten *Syncoryne* abstammen müsse.

Ich kann mich dieser Auffassung nicht anschließen. Weismann verbindet mit dem Wort »Homologie« einen, wie mir scheint, wenigstens heutigen Tages ungewöhnlichen Sinn. Er versteht darunter die Übereinstimmung in den Form- und Lagebeziehungen auch solcher fertigen Teile, deren individuelle Entwicklung, wie im vorliegenden Fall, auch nach seiner eignen Beobachtung vollständig auseinandergeht; und in

einer solchen »Homologie« heterolog entstehender Teile erblickt er den ausreichenden, ja zwingenden Beweis für einen direkten stammesgeschichtlichen Zusammenhang der verglichenen Formen, hier der Gonanthen von *Coryne* und der Medusen von *Syncoryne*. Die allgemeine Berechtigung eines solchen Schlußverfahrens werde ich an andrer Stelle kritisieren und beschränke mich hier auf den Nachweis, daß es im vorliegenden Fall schon deshalb hinfällig wird, weil es sich auf unrichtige Beobachtungen stützt.

Beginnen wir mit dem Deckepithel von *Coryne*, das Weismann von vornherein »Entodermlamelle« genannt und mit dem gleichnamigen Teil der Medusen verglichen hat. Eine solche Lamelle sollte nach allgemeiner, von Weismann bestätigter Annahme in den Medusenknospen aus dem Rande der Entodermkuppe aufsteigen und oben becherförmig offen bleiben; das Deckepithel von *Coryne* ist aber nach meiner Erfahrung ein oben geschlossenes gewölbtes Blatt, dessen Rand mit der Entodermkuppe niemals zusammenhängt, sondern nur mit der Gonade (Glockenkern, Weismann), zu der das Deckepithel auch abgesehen von der Entstehung beider Teile gehört. Von einer »vollständigen« Übereinstimmung zwischen dem Deckepithel der Gonade von *Coryne* und der angeblichen Entodermlamelle der Hydromedusen kann also gar keine Rede sein. Vollends unmöglich wird aber der Vergleich dadurch, daß, wie wir jetzt wissen, jene Entodermlamelle bei den Hydromedusen gar nicht vorkommt, also auch nicht das Vorbild des Deckepithels von *Coryne* sein kann. Eine der Hauptgrundlagen der Hydromedusen, die umbrellaren Entodermteile oder die Radialschläuche, sind also in den Gonanthen von *Coryne* durch keine, auch nur entfernt ähnliche Bildung vertreten; und folglich fehlen ihnen auch Spadix und Manubrium (S. 76).

Ferner hält Weismann die unter dem Deckepithel befindliche eigentliche Gonade für einen Glockenkern mit einem selbständigen »Subumbrellarepithel« an der Oberfläche und einem tieferen Manubrium-Ectoderm. Ein solches Epithel existiert jedoch nach meinen Beobachtungen nicht, da die an der Oberfläche der Gonade befindliche Zellenlage des Füllgewebes ganz deutlich mit den tieferen Schichten zusammenhängt und mit ihnen ein einheitliches Gewebe bildet. Dann wird aber auch niemand behaupten können, daß unsre Gonade, an der weder die zwei Schichten des Glockenkerns noch eine Glockenhöhle vorhanden sind, und die ebensowenig außen von Radialschläuchen oder auch nur einer Entodermlamelle umfaßt wird, dennoch eine »vollständige« anatomische Übereinstimmung mit einem echten Glockenkern darböte.

Wenn überhaupt von einer anatomischen Übereinstimmung die Rede sein kann, so finde ich eine solche zwischen dem zweischichtigen Innenectoderm von *Hydractinia* und der entodermalen Gonade samt Deckepithel von *Coryne*; aber abgesehen davon, daß diese Ähnlichkeit heterologer Teile nur eine äußerliche, eine Homoidie sein kann, so wäre sie für den Vergleich der Gonanthen von *Coryne* mit Hydromedusen schon deshalb wertlos, weil dadurch der Mangel eines den umbrellaren Entodermteilen entsprechenden Teils bei *Coryne* nur bestätigt wird. Denn die Deckschicht von *Hydractinia* entspringt auch nach Weismann aus dem Ectoderm. Kurz — die Gonanthen von *Coryne* besitzen keine Teile, die dem Glockenkern und den Radialkanälen der Medusenknospen anatomisch irgendwie entsprächen.

So erweist sich also die für Weismann allein maßgebende »vollständige Homologie« zwischen den Hauptteilen einer Hydromeduse und den Bestandteilen der Gonanthen von *Coryne pusilla* als eine Täuschung, und damit entfallen alle daran geknüpften Schlußfolgerungen sowie die Nötigung, den heterologen Ursprung der verglichenen Teile durch die oben erwähnte Hypothese (S. 91) zu erklären. Halten wir uns bloß an die Tatsachen, so führt ihre Vergleichung zu ganz andern Schlüssen als den eben bezeichneten. Da die Gonade von *Coryne* samt ihrem Deckepithel sowohl nach ihrem entodermalen Ursprung wie nach ihren Form- und Lagebeziehungen von jeder Homologisierung mit medusoiden Teilen ausgeschlossen ist, so fehlt den Gonanthen dieser Art jedes Medusenmerkmal ebenso wie den bisher besprochenen Gonanthen. Dagegen läßt sich allerdings aus der bereits angedeuteten Homoidie, d. h. der äußerlichen, nicht verwandtschaftlichen Übereinstimmung der entodermalen Sonderteile von *Coryne* mit dem Innenectoderm von *Hydractinia* — woran sich mit einer gewissen Einschränkung auch *Clava* anschließt — eine bestimmte Vorstellung über den Formwert dieser Gonaden gewinnen.

Das Deckepithel und das von den Keimzellen durchsetzte Füllgewebe von *Coryne*, die eine zusammenhängende und zusammengehörige Bildung darstellen, sind nach ihrer völligen Trennung von den beiden Hauptschichten des Gonanthen, dem Ectoderm und dem Entodermschlauch, nach ihrer Lage zwischen beiden und nach ihren Beziehungen zu den Keimzellen dem genannten Innenectoderm andrer Gonanthen soweit analog, daß sie diesem Parectoderm als Parentoderm an die Seite gestellt werden können. Nun ist es aber keineswegs ein merkwürdiger Zufall, daß diese beiden Gewebe überall dieselbe Form einer den Entodermschlauch überziehenden Kappe oder Kalotte aufweisen.

Denn indem die beiden Binnengewebe in den Zwischenraum zwischen den beiden Hauptschichten einwachsen und sich dort ausbreiten, wird ihnen die gleiche Form ganz offenbar von diesen sie begrenzenden Schichten vorgeschrieben, so daß nur die beiderseits übereinstimmende Form der letzteren die äußerliche Ähnlichkeit unsres Parectoderms und Parentoderms hervorruft. Beide entbehren also eine an sich eigentümliche, ererbte Form, sind nicht ursprünglich morphologische, sondern rein gewebliche, den jeweiligen äußeren Formbedingungen sich anpassende Bildungen, was freilich erst dann vollends evident wird, sobald man das ganz abweichend geformte Parectoderm und Parentoderm andrer Gonanthen (*Cordylophora*, viele *Tecaphora*) kennen gelernt hat.

Die Keimzellen von *Coryne*, die in der Regel erst im abgesonderten Parentoderm entstehen, sind schon dadurch unbedingt entodermalen Ursprungs. Wenn Weismann dies für unentschieden erklärte (Nr. 70, S. 216), so geschah es natürlich nur im Hinblick auf die Hypothese vom ectodermalen Ursprung der ganzen Gonade; ein tatsächlicher Grund liegt dafür nicht vor, während die einzelnen von mir beobachteten Eizellen, die nachträglich aus dem Entodermschlauch in das Ovarium einwandern, m. E. unzweifelhafte Teilungsprodukte von Entodermzellen sind. Man kann also behaupten, daß die Keimzone von *Coryne* im allgemeinen mit der Reifungsstätte zusammenfällt, teilweise jedoch sich bis in den Entodermschlauch erstreckt.

14. Cordylophora lacustris (Taf. VIII).

Die Fortpflanzung der allbekannten *Cordylophora lacustris* beschrieb zuerst ausführlich Allman (Nr. 2), worauf die vollständigste Untersuchung desselben Hydropolypen durch F. E. Schulze folgte, die ich der folgenden Übersicht zugrunde lege.

Die zerstreut an Hydranthenstielen sitzenden Gonanthen von *Cordylophora* sind birnförmige Ausstülpungen beider Körperschichten des Polypen, die alsbald durch eine Zusammenziehung der Basis gestielt werden, worauf der eigentliche Körper des Gonanthen länglich eiförmig wird und diese Gestalt bis zum Ende seines Wachstums behält. Dies bezieht sich jedoch nur auf die äußeren Schichten, das Periderm und das Ectodermepithel; der entodermale Sack verwandelt sich dagegen in ein Bündel von verzweigten Schläuchen, die von einem gemeinsamen, über dem Stiel befindlichen Basalabschnitt sich gegen den Scheitel erstrecken (Nr. 61, S. 33 ff.). Dies werde durch Wucherungen an der

Basis des Ectoderms herbeigeführt, die als netzförmig verbundene, nach innen gerichtete Vorsprünge centralwärts vorwachsen, dadurch den entodermalen Sack einbuchten und durchsetzen, bis er in die mit Seitenzweigen besetzten Schläuche verwandelt ist (a. a. O. S. 24, 25)[1]. Bei diesem Vorgange sondere sich das Ectoderm in zwei, jedoch durch keine besondere Cuticularlamelle getrennte Schichten: während die inneren Wucherungen sich als unregelmäßige Zellenmassen darstellen, bleibt an der Oberfläche ein regelmäßiges Plattenepithel zurück, das nur am Scheitel des Gonanthen verdickt ist.

In der Regel seien in jedem Gonanthen vier Hauptschläuche vorhanden, die niemals miteinander anastomosieren (gegen Allman), in den weiblichen Gonanthen peripherisch und in den männlichen tiefer im Innern liegen. Das alle Zwischenräume zwischen diesen Schläuchen und dem Außenepithel ausfüllende unregelmäßige ectodermale Gewebe verwandle sich entweder in Sperma, oder nehme in den weiblichen Stöcken die Eizellen auf, die aus dem Ectoderm einwanderten und sich in dem centralen Raum zwischen den peripherischen Schläuchen ansammelten. Bis zur vollen Reife der beiderlei Geschlechtsprodukte bliebe der geschilderte Bau der Gonanthen unverändert; dann bilde sich am verdickten Scheitel des Ectoderms eine Öffnung, durch welche die reifen Geschlechtsprodukte austreten[2], worauf der Zellkörper des Gonanthen sich gegen den Stiel zurück- und zusammenzieht und nach Ausgleichung der Schläuche zu einem kleinen einfachen Kolben wird (a. a. O. S. 35—37).

Dieser ausführlichen Darstellung der Gonanthenbildung wäre noch hinzuzufügen, daß bereits Schulze die Eizellen im Ectoderm der Hydranthenstiele, an denen die Gonanthen sprossen, und selbst der Hauptstämme antraf und überhaupt den ectodermalen Ursprung der beiderlei Geschlechtsprodukte annahm (a. a. O. S. 36—38). — Dies bestätigte Weismann mit der Maßgabe, daß die Eizellen regelmäßig im Stamm entstehen und von dort bis in die Gonanthen vorrücken, die männlichen Keimzellen jedoch erst an der Ursprungsstelle des Gonanthen sich

[1] Allman ließ anfangs (Nr. 2, S. 373, 377) die Schläuche als »Radialkanäle« seitlich aus dem einfachen Entodermsack hervorwachsen, so daß der letztere als »Spadix« zurückbleibe; er nahm dies jedoch später als irrig zurück und bezeichnete die Gesamtheit der Schläuche der Gonanthen als einen verzweigten Spadix (Nr. 3, S. 254).

[2] Die ausgetretenen befruchteten Eier bleiben bis zur Planulabildung innerhalb des Peridermsacks zurück, das ausgetretene Sperma verläßt dagegen den Peridermsack sofort durch eine Öffnung desselben.

entwickeln und das ganze Ectoderm desselben umfassen (Nr. 70, S. 30 bis 33). Auch im übrigen will sich Weismann von der Richtigkeit der Schulzeschen Darstellung überzeugt haben.

Die Herstellung der Entodermschläuche faßt Pauly ebenso auf wie Schulze (Nr. 59, S. 771); nur sollen in den weiblichen Individuen die Eizellen zugleich mit den Ectodermwucherungen ins Innere dringen und sich daher an der Umbildung des Entodermsacks beteiligen. Diese Wucherungen beschreibt Pauly als netzförmig verbundene Zellen und bezeichnet sie teils als Follikelbildungen, teils als Nährmaterial der Eier; in den männlichen Individuen gingen sie ganz in das Sperma über. Die weiteren Schicksale der Gonanthen werden aber von Pauly wesentlich anders als von Schulze geschildert (a. a. O. S. 772—774). Das ins Innere eingedrungene Keimgewebe (Spermazellen — Eizellen mit Nährzellen), soll am Entodermsack allerdings Einbuchtungen und röhrige Anhänge hervorrufen, doch könne von einer regelmäßigen Anordnung und Verzweigung der entodermalen Röhren keine Rede sein. Ferner würden sie durch das wachsende Keimgewebe in getrennte Stücke zerschnürt, zusammengepreßt und zum Schwinden gebracht, indem sie ebenfalls als Nährmaterial für die Keime verbraucht würden, so daß zuletzt nur im Grunde des Gonanthen ein kleiner Entodermzapfen übrig bleibe. Endlich soll das Keimgewebe an den Stellen seines Ursprungs das ganze Ectoderm in seine Bildung einbeziehen, so daß nur an den dazwischenliegenden indifferenten Partien desselben ein Epithel zurückbleibt, das jedoch zuletzt ebenfalls schwindet, worauf nur das Sperma oder die Eier bzw. Embryonen den Peridermsack ausfüllen.

Unter diesen Umständen kann natürlich von der Bildung einer Austrittsöffnung am Scheitel des Ectodermepithels und vom Austritt der Geschlechtsprodukte aus dem eigentlichen Gonanthen keine Rede sein, ebensowenig von einer Zusammenziehung jenes Epithels und der von ihm umschlossenen Schläuche. Nach Pauly ist vielmehr die ganze Entwicklung der Gonanthen von *Cordylophora*, vom Eindringen des Keimgewebes an nur ein ganz unregelmäßiger Rückbildungsprozeß[1].

Auf Grund meiner eignen Untersuchungen kann ich die Angaben Schulzes über den Bau der Gonanthen von *Cordylophora lacustris* im

[1] Die von Motz-Kossowska neuerdings beschriebene *Cordylophora pusilla* n. sp. (Nr. 58, S. 63) soll in diesem Gonanthen einen Glockenkern und eine Entodermlamelle entwickeln. Wenn sich dies bestätigen sollte, so hätten die Gonanthen dieser neuen Art und der altbekannten *Cordylophora lacustris* miteinander nichts gemein.

wesentlichen bestätigen. Die Umbildungen beider Körperschichten beginnen schon an den jüngsten kolben- oder birnförmigen Gonanthen beiderlei Geschlechts. Das Ectoderm sondert sich in der Tat in zwei Schichten, von denen die äußere ein zusammenhängendes Epithel bleibt (Außenectoderm), die innere aber zu einem centralwärts einwachsenden Füllgewebe wird, das ich ebenso wie die bereits besprochenen entsprechenden Bildungen von *Hydractinia* und *Clava* als Innenectoderm bezeichne. Das Außenectoderm erhält sich bis zur Reife und dem Austritt der Geschlechtsprodukte intakt und kann selbst nach jenem Zeitpunkt in ununterbrochenem Zusammenhange zurückbleiben (Fig. 192). Von seiner frühzeitigen Unterbrechung und Auflösung (Pauly) habe ich nirgends etwas gesehen. Während des Wachstums der Gonanthen wird es zu einem Plattenepithel, und nach der Entleerung des Gonanthen zieht es sich wieder zu einem Pflasterepithel zusammen; nur am Scheitel bildet sich in ihm eine Kuppe von Cylinderzellen.

Das Innenectoderm und die Entwicklung des Entodermschlauchs zeigen sich in beiden Geschlechtern etwas verschieden, weshalb hier die weiblichen und die männlichen Gonanthen getrennt behandelt werden sollen.

Die weiblichen Gonanthen. Die Eizellen, die nur im Ectoderm anzutreffen sind und zweifellos auch dort entstehen, wandern sehr frühe aus dem Hydranthenstiel in die Gonanthenknospen ein, wo sie außerhalb der ursprünglichen Grenzlamelle bleiben, sowohl anfangs, wann sie der glatten Oberfläche des Entodermsacks aufliegen, wie auch später, wann sie sich zwischen dessen Verzweigungen ins Innere einsenken und dort im centralen Binnenraum ansammeln. Sie verlassen also ebenso wie die Spermatoblasten niemals ihre ectodermale Ursprungsstätte. Sobald ihr Durchmesser die Höhe des eigentlichen Ectodermepithels übertrifft, wölben sie dieses nach außen vor, während einzelne und offenbar jüngere Ectodermzellen sich in der Tiefe um die Eizellen anhäufen (Fig. 177), um diese bei ihrer Einwanderung nach innen zu begleiten (Follikelepithel, Pauly). Von diesen Zellen sah ich regelmäßig einige in die Eizellen eindringen, wo sie allmählich assimiliert werden (Fig. 182); es sind dies also echte Nährzellen, wie sie uns schon bei *Tubularia* und *Coryne* begegneten und bei *Hydra* allbekannt sind.

Aber auch dort, wo keine Eizellen dem Entoderm aufliegen, entstehen in der Tiefe des Ectoderms der jungen Knospe gruppenweise junge, dunkle und stärker färbbare Zellen, die, sobald das Entoderm sich einzubuchten beginnt, sich in diese Vertiefungen einsenken (Fig. 180 bis 182). Sehr bald schließen sich diese selbständigen so wie die andern,

die Eizellen begleitenden Sonderungen einer tieferen Ectodermschicht nach außen gegen das einfache Ectodermepithel ganz glatt und scharf ab, indem zwischen ihnen eine neue Grenzlamelle entsteht, die an den Stellen, wo das Entoderm das Ectodermepithel oder Außenectoderm berührt, sich an die ursprüngliche, stets erhalten bleibende Grenzlamelle[1] anschließt (Fig. 179). Die ganze zwischen beiden Lamellen befindliche ectodermale Zellenmasse ist eben das Innenectoderm, das auf den angegebenen Wegen nach innen vorwachsend, sehr bald zwischen den Entodermschläuchen zu einem einheitlichen Gewebe verwächst, das PAULY ganz richtig als ein netzförmiges Zellenwerk beschreibt. Dazu wird es aber durch eine ganz eigentümliche Entwicklung.

Anfangs erscheinen die Zellen unsres Innenectoderms dicht zusammengefügt; dann werden sie so vacuolisiert, daß das dunkle Protoplasma sich sternförmig um den Kern zusammenzieht und der Zwischenraum zwischen ihm und der Peripherie der Zelle von einer klaren Flüssigkeit eingenommen wird (Fig. 179). Dies stimmt also mit der von SCHULZE beschriebenen Bildung der Zellen des Ectodermepithels und der bekannten Achsenzellen der Tentakel der meisten Hydropolypen und Hydromedusen überein. Wo jene klaren Zellen des Innenectoderms von *Cordylophora lacustris* zusammenstoßen, fließen sie meist so zusammen, daß die Flüssigkeit sich zu einer kontinuierlichen Intercellularsubstanz vereinigt, in der die sternförmigen und kernhaltigen Protoplasmakörper sich netzförmig verbinden (Fig. 180, 181). Diese Metamorphose scheint sich auf die meisten Zellen des Innenectoderms auszudehnen; doch mögen sich einzelne kompakte Zellenstränge im Netzwerk erhalten.

Allmählich nimmt die Intercellularsubstanz dieses Füllgewebes zu, es wird lockerer und weiter und gestattet den darin angesammelten Eizellen zu wachsen und sich abzurunden. Dagegen wird es, abgesehen von den schon erwähnten Nährzellen, keineswegs für die Eizellen verbraucht (PAULY), sondern zeigt sich noch in reifen Gonanthen unverändert, und seine Reste lassen sich nach dem Austritt der Eier noch in dem darunter zusammengezogenen Gonanthen nachweisen (Fig. 192). Das Innenectoderm der weiblichen Gonanthen von *Cordylophora lacustris* ist also ein selbständiges, integrierendes Gewebe derselben, das wegen seiner vollkommenen Trennung von den beiden ursprüng-

[1] PAULY vermißt diese ursprüngliche Lamelle ebenso wie, im Anschluß an SCHULZE, die sekundär entstehende (Nr. 59, S. 772); sie ist aber sicher vorhanden und nur gelegentlich schwer nachweisbar.

lichen Epithelschichten und wegen seines Charakters als ein in erster Linie stützendes Füllgewebe ihnen gleichwertig gegenübersteht.

Gleichzeitig mit der Einwucherung des Innenectoderms ins Innere des Gonanthen beginnt die Bildung seiner Entodermschläuche, die sich mir im allgemeinen ebenso wie SCHULZE mit einer nicht zu verkennenden Regelmäßigkeit in Zahl, Form und Lage zeigten[1]. Die Anlagen der Schläuche stimmen in beiden Geschlechtern überein, und nur auf späteren Entwicklungsstufen geht ihre Bildung in den männlichen und den weiblichen Gonanthen mehr oder weniger auseinander. Die erste Veränderung des birnförmigen Entodermsacks besteht in Einkerbungen seiner distalen Hälfte von oben her, wodurch sie in mehrere Vorwölbungen geteilt und von der unveränderten proximalen Hälfte gesondert wird (Fig. 194). Diese bleibt kelchförmig; die aus diesem Basalkelch sich erhebenden Vorwölbungen werden bald schlauchförmig (Hauptschläuche) und ordnen sich peripher, gewissermaßen am Rande des Basalkelches an (Fig. 188), so daß sie einen centralen Raum umgeben und außen das Ectodermepithel (Außenectoderm) berühren (Fig. 179—182).

Die Zahl der Hauptschläuche ist normalerweise vier oder fünf; doch mag die Fünfzahl bisweilen durch eine nachträgliche Spaltung eines von vier ursprünglichen Hauptschläuchen entstehen. Sie sind entweder alle ziemlich gleich stark, oder einige von ihnen überwiegen in der Breite; an diesen zeigen sich dann auch neue Kerben, wodurch bei weiterem Wachstum des Schlauches schräg aufsteigende Seitenzweige hervorgerufen werden (Fig. 189). Doch kann die Verzweigung in andern Fällen ziemlich lange auf sich warten lassen, so daß die Hauptschläuche inzwischen lang fingerförmig geworden sind. Infolge ihrer Anlagerung an das oval sackförmige Außenectoderm krümmen sie sich vom Basalkelch aus gegen den Scheitel des Gonanthen hin. Im ganzen habe ich sie weniger schlank und weniger verzweigt angetroffen, als ich es nach den Abbildungen der früheren Beobachter erwartete; dagegen habe ich die von ALLMAN beobachteten, aber von SCHULZE durchaus vermißten queren Anastomosen einzelner Schläuche nicht selten gesehen (Fig. 190).

Diese Bildung der Entodermschläuche erhält sich in den weiblichen Gonanthen unverändert bis zur vollendeten Reife der Eizellen, die sich zuletzt sämtlich im Centralraum zwischen den Schläuchen zusammen-

[1] Zur Erläuterung dieser Verhältnisse habe ich die aus den ganzen Durchschnittsserien rekonstruierten Gesamtbilder der Entodermschläuche wiedergegeben (Fig. 188—191, 194—197).

finden, umhüllt und gestützt vom Füllgewebe des Innenectoderms. Den Austritt der reifen Eier aus diesem Raum durch eine Öffnung am Scheitel des Außenectoderms (Schulze) habe ich nicht unmittelbar beobachtet; die Richtigkeit dieser Angabe ergibt sich aber daraus, daß die entleerten Gonanthen sich unter den Eiern und Embryonen nur zusammenziehen, ohne sich aufzulösen oder ihren Zusammenhang zu unterbrechen (Fig. 191).

Das Außenectoderm erscheint, nachdem die Austrittsöffnung wieder verschwunden ist, vollkommen geschlossen, aber infolge der allgemeinen Zusammenziehung verdickt; die entodermalen Hauptschläuche verkürzen sich ebenfalls, und die Seitenzweige verschwinden ganz oder bleiben nur als Buckel sichtbar. Zwischen dem Außenectoderm und den Schläuchen befinden sich die schon erwähnten Reste des Füllgewebes (Fig. 192). Kurz, diese Rückbildung des verbrauchten Gonanthen ist offenbar keine Auflösung, sondern nur eine durch allmähliche Resorption desselben von seiten des Stammes herbeigeführte Schrumpfung, die zuletzt so weit führt, daß der zellige Teil des Gonanthen nur noch als knopfförmige Anschwellung seines Stiels erscheint, worin seine früheren Teile zu einer kompakten Masse verschmelzen, oder, wenn noch gesondert, bis zur Unkenntlichkeit verkleinert sind (Fig. 193).

Die Rückbildung der weiblichen Gonanthen von *Cordylophora lacustris* beginnt also erst nach dem Aufhören seiner Funktion als Reifungsstätte; von einer wirklichen Zerstörung und Auflösung derselben vor jenem Zeitpunkt, und zwar zum Zweck der Ernährung der reifenden Keime (Pauly), habe ich nichts bemerkt.

Die männlichen Gonanthen. — Die Einwucherung des Innenectoderms vollzieht sich in den männlichen Gonanthen klarer und übersichtlicher als in den weiblichen Gonanthen, weil es nicht durch die großen Eizellen unterbrochen und verdeckt wird. In den jüngsten männlichen Gonanthenknospen ist das Ectoderm, wie bereits Weismann angab, ziemlich gleichmäßig verdickt und mehrschichtig; doch sind die tieferen Schichten dunkler und schon mehr oder weniger deutlich vom äußeren Epithel abgesetzt (Fig. 183). Sie entstehen aus einzelnen, in der Tiefe neugebildeten Zellen, die sich schnell zu einer ziemlich kontinuierlichen Zellenlage ansammeln und früher oder später durch eine Grenzlamelle von dem Außenectoderm getrennt werden. Dieses gewissermaßen kappenförmige Innenectoderm verdickt sich fortdauernd und wird dann in dem Maße, als die Entodermschläuche hervorwachsen, dort, wo diese sich gegen das Außenectoderm vorwölben, verdrängt und in die Buchten zwischen den Schläuchen zusammengeschoben, von wo

es in den sich bildenden Centralraum hineinwächst und ihn ausfüllt (Fig. 184). Es verhält sich demnach anfangs ebenso wie das Innenectoderm der weiblichen Gonanthen.

Währenddessen vollzieht sich an ihm auch eine gewebliche Sonderung, die ebenso beginnt wie im Innenectoderm der weiblichen Gonanthen, aber weiterhin doch teilweise eine andre Richtung einschlägt. Nachdem die ersten verflüssigten Zellen aufgetreten sind, bleibt die übrige, sie umgebende Zellenmasse scheinbar kompakt und bildet den überwiegenden, immer dunkler werdenden Hauptteil des Innenectoderms, worin die vacuolisierten Zellen wie helle Tröpfchen verteilt sind (Fig. 185). Im Innern dieser Tröpfchen zeigen sich deutlich die blassen, sternförmigen Zellen; die Hauptmasse wächst aber und wird dunkler durch die enorme Vermehrung der dicht zusammengedrängten kleinen Kerne, die natürlich ebenso vielen Zellen, eben den Samenzellen entsprechen. Man könnte daher meinen, daß das Innenectoderm der männlichen Gonanthen bis auf die beschriebenen Sternzellen für die Herstellung des Sperma völlig aufgebraucht werde. Sobald man aber reife und teilweise schon entleerte Gonanthen untersucht, erkennt man innerhalb der weniger dichten Samenmasse ebenfalls größere hellere Zellkerne, und an den Stellen, wo das reife Sperma beinahe ganz verschwunden ist, ein ziemlich engmaschiges Zellennetz mit verhältnismäßig wenigen Kernen, in dessen Plasma hier und dort noch einzelne Spermatozoen lagern (Fig. 186). Daraus folgt, daß das netzförmige Gefüge des ursprünglichen Innenectoderms der männlichen Gonanthen von *Cordylophora* sich dauernd erhält, aber durch die in seinen dichteren Partien entstehenden und sich anhäufenden Samenelemente größtenteils verdeckt wird.

So erweist sich dieses Innenectoderm der männlichen Gonanthen von *Cordylophora lacustris* als ein von Spermatoblasten durchsetztes Füllgewebe, das aber deshalb noch nicht grundsätzlich von demjenigen der weiblichen Gonanthen desselben Polypen verschieden ist. Allerdings erscheint das letztere Innenectoderm von Anfang an von den aus dem Polypenstiel eingewanderten Eizellen gesondert, während das Innenectoderm der männlichen Gonanthen die Spermatoblasten selbst erzeugt. Dieser Gegensatz schwindet jedoch, wenn man überlegt, daß alle diese Gewebe gleicherweise Erzeugnisse der tieferen Ectodermschichten sind, und daß daher der Unterschied sich darauf beschränkt, daß Eizellen und Füllgewebe getrennt, Spermatoblasten und Füllgewebe gewissermaßen unkenntlich verbunden ins Innere der Gonanthen gelangen. Dieser Unterschied ist aber ganz untergeordnet

gegenüber der früheren Annahme, daß das Innenectoderm in den weiblichen Individuen allerdings ein Lager für die Eizellen bilde, in den männlichen Individuen dagegen völlig in die Spermabildung aufgehe.

Befriedigender klang schon die Auffassung Paulys, daß das Innenectoderm von *Cordylophora* in beiden Geschlechtern zur Herstellung der Geschlechtsprodukte verbraucht werde; da sich aber auch diese Auffassung nicht bestätigt hat, bleibt es dabei, daß das Innenectoderm von *Cordylophora lacustris* in beiden Geschlechtern eine homologe Bildung ist, von der man allerdings annehmen darf, daß sie stammesgeschichtlich durch die Bildung und Ansammlung der Keimzellen in den Gonanthen allmählich hervorgerufen sei.

Das Entoderm der männlichen Gonanthen unterscheidet sich ebenfalls nur in geringem Grade von demjenigen der weiblichen Gonanthen und zwar nach meinen Beobachtungen in der Regel erst auf den späteren Entwicklungsstufen. Anfangs treten auch aus dem Basalkelch der männlichen Gonanthen peripher, also rund um einen dadurch entstehenden Centralraum vier bis fünf Hauptschläuche hervor (Fig. 194, 195). Sie scheinen allerdings stets einen ungleichen Durchmesser zu haben, und die breiteren unter ihnen beginnen sich frühzeitig zu verzweigen. Diese Ungleichheit nimmt nun weiterhin in der Weise zu, daß die stärkeren Hauptschläuche sich unregelmäßig verzweigen und die schwächeren dagegen im Wachstum zurückbleiben und sich wenig oder gar nicht verzweigen (Fig. 197). Immerhin kann die periphere Anordnung der Hauptschläuche noch bis zur Reifezeit des Sperma erhalten bleiben (Fig. 185); meist treten aber Verschiebungen dadurch ein, daß auch die Basen der stärkeren Schläuche sich ausdehnen, mitsamt den unregelmäßigen Zweigen den Centralraum an die Peripherie verdrängen und die schwächeren Hauptschläuche zuletzt nur als ihre Zweige erscheinen lassen (Fig. 196). Natürlich kann dabei auch der Basalkelch seine ursprüngliche regelmäßige Form völlig einbüßen.

Kurz — die älteren männlichen Gonanthen erfahren in der Regel eine solche Veränderung an der ursprünglich ziemlich regelmäßigen Anlage ihrer Entodermschläuche, daß das ganze Entoderm völlig regellos geformt erscheint. Offenbar hat also Pauly nur solche extreme Bildungen beobachtet, Schulze dagegen die weniger abweichend gebauten, da er von den Entodermschläuchen der männlichen Gonanthen nur angibt, daß sie stärker verzweigt seien als in den weiblichen Gonanthen und sich mehr ins Innere zurückziehen.

Von einem Zerfall und Schwund der Entodermschläuche habe ich

in den männlichen Gonanthen bis zum Eintritt der Samenreife so wenig gesehen wie in den weiblichen. Auch in halbentleerten Gonanthen, deren Sperma nur durch eine besondere Öffnung hinausgekommen sein kann, habe ich noch ebenso wie SCHULZE die verzweigten Schläuche beobachtet. Freilich war dann der ganze Gonanth durch Zusammenziehung etwas verkleinert und die Schläuche erschienen bereits atrophisch, wenn auch durchaus nicht zusammengefallen. Mag nun diese Atrophie auch schon kurz vor der Entleerung des Samens beginnen, so hat dies doch keine besondere Bedeutung, da nach jener Entleerung der ganze Gonanth zweifellos zugrunde geht. Diese allen Gonanthen gemeinsame Erscheinung der Rückbildung nach der Keimreife ist aber etwas ganz andres, als was PAULY beobachtet haben wollte, daß nämlich die ganze Entwicklung des eigentlichen Gonanthen von Anfang an ein regelloser Rückbildungsprozeß sei. So ergeben sich also für die Gonanthen beiderlei Geschlechts eine relative Regelmäßigkeit ihres Baues und dessen Fortbestand bis zum Eintritt der Geschlechtsreife.

Jene Regelmäßigkeit bezieht sich auf die Gesamtform des gestielten Gonanthen, die wesentlich von dem gut gesonderten und intakten Außenectoderm abhängt, und dann vor allem auf die eigentümliche Umbildung des Entoderms. Diese letztere führt nun allerdings nicht zu einer vollkommen regelmäßigen Form, doch lassen sich bei sämtlichen weiblichen und vielen, namentlich den jüngeren männlichen Gonanthen die Grundzüge einer regelmäßigen Bildung gar nicht verkennen. Die Sonderung des Basalkelchs und der aus ihm hervorwachsenden verzweigten Schläuche, ihre Zahl (vier bis fünf) und periphere Anordnung um einen Centralraum sind der deutliche Ausdruck eines im allgemeinen ganz bestimmten Baues; wogegen allerdings hervorgehoben werden muß, daß er nirgends gewisse Schwankungen im einzelnen vermissen läßt. Es handelt sich also gar nicht um eine feste Norm mit gelegentlichen Ausnahmen, sondern um eine noch nicht fixierte, variable Form. Und diese Variabilität führt eben, wie wir sahen, bei den älteren männlichen Gonanthen zu jener unregelmäßigen Ausgestaltung der Entodermschläuche, deren Extreme PAULY mit Unrecht für die typische Bildung aller Gonanthen von *Cordylophora lacustsis* erklärte.

Diese Erörterung steht in nahem Zusammenhang mit der Frage nach den Ursachen der Entwicklung unsrer Gonanthen, vor allem der variablen, aber doch relativ regelmäßigen Entodermschläuche. Es wurde bisher allgemein angenommen (S. 97, 98), daß das Innenectoderm und die Keimzellen die Metamorphose des ursprünglichen, einfachen

Entodermsacks unmittelbar und mechanisch bewirkten, indem sie einwärts gegen ihn vorwüchsen oder vordrängen und ihn dadurch einbuchteten und spalteten. Allerdings wurde dies nicht weiter begründet, sondern galt wahrscheinlich für selbstverständlich, weil jenes Vordringen des Innenectoderms und der Eizellen eben als aktiver Vorgang erschien.

Dieser Vorstellung widersprechen aber gewisse Tatsachen ganz bestimmt, vor allem das nachweisbar passive Verhalten der Eizellen. Man vergleiche z. B. die beiden jungen Knospen Fig. 177, 178. In der unbedeutend größeren (Fig. 178) ist der Entodermsack mehrfach eingebuchtet und die annähernd kuglgen Eizellen sind in die Buchten so eingelagert, als wenn sie dieselben allerdings durch ihren Druck erzeugt hätten. Dies wird aber durch die etwas jüngere Knospe (Fig. 177) widerlegt. Denn obgleich dort sogar größere Eizellen als im ersten Fall vorhanden sind, fehlen die Einbuchtungen am Entodermsack vollständig; statt dessen sind die Eizelen an dem unverändert glatten Entoderm abgeplattet und wölben velmehr das Ectoderm nach außen vor, d. h. sie werden in ihrer Form und Lage vom Entoderm beeinflußt und nicht umgekehrt. Noch auffälliger wird dieser Einfluß etwas später, wann die Eizellen bereits in das Innere eingewandert sind und die Zwischenräume zwischen den Schläuchen ausfüllen; denn dabei passen sie sich mit ihren vieleckigen Formen, die ihnen doch nicht eigen sind, offenbar jenen Räumen und den sie begrenzenden Entodermschläuchen an (Fig. 179). Angesichts dieser Tatsachen muß das erste Bild (Fig. 178) so gedeutet werden, daß die Eizellen, statt durch ihren Druck die Entodermbuchten zu erzeugen, vielmehr passiv in die sonstwie entstehenden Buchten eindrangen, weil sich ihnen dort freier Raum und der geringste Widerstand darbot.

Den unzweideutigsten Beweis dafür, daß die ganze Umbildung des Entodermsacks unabhängig von den Eizellen erfolgt, liefern endlich solche bereits mit peripherischen Entodermschläuchen versehene Gonanthen, denen die Eizellen noch ganz oder doch im Bereich der Schläuche fehlen. So enthielt der Gonanth, dem die drei Durchschnitte Fig. 180 bis 182 entnommen sind, nur eine einzige Eizelle am Basalkelch, so daß also seine vier, oben verzweigten Entodermschläuche entstanden waren, ohne daß dabei eine Mitwirkung von Eizellen in dem bisher angenommenen Sinne hätte in Frage kommen können. Und da die angeführten Fälle nicht vereinzelte Ausnahmen, sondern nur eine Auswahl von zahlreichen gleichen Beobachtungen darstellen, so haben die Eizellen bei der Frage nach den Ursachen der Entwicklung der Entodermschläuche ganz auszuscheiden.

Nicht anders steht es mit der angeblich gleichen formbildenden Tätigkeit des Füllgewebes in den Gonanthen beiderlei Geschlechts. Das Innenectoderm der jüngsten männlichen Knospen verhält sich ähnlich wie die Eizellen gleich junger weiblicher Knospen: es kann, wenn es eine gewisse Stärke erreicht hat, wohl die Außenfläche des Gonanthen vorwölben, bleibt aber an derselben Stelle ohne jede Einwirkung auf das konvex gewölbte Entoderm, während es auf der andern Seite des Gonanthen bei geringerer Mächtigkeit sich in einer Ectodermbucht angesammelt hat (Fig. 184). Und nachdem das Innenectoderm in männlichen und weiblichen Gonanthen ins Innere eingedrungen ist und die Zwischenräume zwischen den Entodermschläuchen einnimmt, kommt es doch häufig genug vor, daß die letzteren sich mit breiten Flächen unmittelbar berühren, ohne jede Spur eines trennenden Füllgewebes, das doch angeblich die Ursache der Trennung sein sollte.

Zu allen diesen Tatsachen gesellt sich endlich eine nicht zu unterschätzende allgemeine Überlegung. Die hier in Betracht kommenden ectodermalen Gewebe erscheinen morphologisch völlig indifferent: die in eine Gonanthenknospe einwandernden Eizellen sind völlig regellos über den Entodermsack verteilt und die kappenförmige Anlage des männlichen Innenectoderms zeigt keine Spur einer Gliederung. Wie soll man sich nun denken, daß morphologisch so indifferente Gewebe durch ihren auf den Entodermsack ausgeübten Druck ihn in ganz bestimmter Weise und mit der beschriebenen Regelmäßigkeit umformen? Warum sollten jene Einwucherungen wenigstens in der Regel so verlaufen, daß nur vier bis fünf Schläuche gebildet werden, die am Basalkelch wurzeln, oben frei auslaufen, nur peripherisch stehen usw.? — Ich wüßte in der Tat nicht, wie diese Inkongruenz zwischen der Formbildung der Schläuche und dem Mangel jeglicher bestimmten Form an den sie angeblich verursachenden Eizellen und dem Innenectoderm ausgeglichen und erklärt werden könnte[1]. Kommt nun dazu, daß, wie ich zeigte, ein solcher Causalzusammenhang vielfach unmittelbar

---

[1] Gerechterweise muß ich hervorheben, daß für Pauly eine solche Schwierigkeit nicht bestand, da er weder die Regelmäßigkeit der Schläuche noch ihren unversehrten Zustand in den älteren Gonanthen anerkannte. Indem er überdies nach einer weitverbreiteten Auffassung jeden Gonanthen ohne weiteres für eine rückgebildete Meduse, also seinen Bau für ein phyletisches Rückbildungsprodukt hielt (Nr. 59, S. 769), mochte dies eine weitere Veranlassung sein, in der ganzen Entwicklung der Gonanthen von *Cordylophora* nur eine ungeordnete Rückbildung und in der Einwucherung der Keimzellen ihre unmittelbare Ursache zu erblicken.

ausgeschlossen werden muß, und eine wirkliche Begründung desselben überhaupt nicht versucht worden ist, so bleibt nur übrig, diese Annahme vollständig abzulehnen und nach andern Ursachen jener Gonanthenbildungen von *Cordylophora lacustris* zu suchen.

Um nicht mißverstanden zu werden, schicke ich voraus, daß ich den Geschlechtszellen durchaus nicht ganz allgemein jede Beziehung zur Gonanthenbildung abspreche. Denn wie man auch die Entstehung der Medusen und Gonanthen auffassen mag, so hat man doch immer mit der Tatsache zu rechnen, daß sie im Gegensatz zu den zugehörigen, sterilen Hydranthen allein die definitiven Keimträger sind, und daß daher die Keimzellen bei der Entstehung dieser Keimträger irgendwie mitgewirkt haben dürften. Dieses allgemeine Zugeständnis ist aber etwas ganz andres als eine Erklärung der concreten Bildung des Gonanthen in der einzelnen Species durch einen angeblich formbildenden Einfluß der Keimzellen und des sie begleitenden Innenectoderms, der bei *Cordylophora*, wie wir sahen, bestimmt fehlt. Unter solchen Umständen erscheint das bestimmt gerichtete und geregelte Wachstum des Entodermsacks als ein durchaus selbständiges, dessen Ursachen im Entoderm selbst zu suchen sind.

Nun wachsen die fraglichen Schläuche nicht unvermittelt wie einfache Ausstülpungen aus dem Basalkelch hervor, sondern es gehen ihnen entsprechende Einkerbungen des Entodermsacks voraus, die noch nach dem Hervortreten der Schläuche im Basalkelch sichtbar bleiben und sich als longitudinale, nach innen vorspringende Falten darstellen, so zwar, daß die zwischen ihnen liegenden Rinnen in die Schläuche auslaufen (Fig. 182). Es zeigt sich hier also dasselbe wie bei der Entwicklung der Radialschläuche der Medusen, die durch die Täniolen des Knospenentoderms hervorgerufen werden; und sowie diese Täniolen sich als Homologa derjenigen der Hydranthen ergeben (S. 10), so lassen sich auch an den Hydranthenköpfchen von *Cordylophora* teils solide, teils faltige Täniolen nachweisen, die ebenso zweifellos als Homologa der Falten im Basalkelch der Gonanthen anzusprechen sind (Fig. 198, 199), mögen die letzteren nun direkt oder auf dem Umwege durch die Medusen von den Hydranthen abgeleitet werden. Denn auch die Zahl der Täniolen des Basalkelchs stimmt im allgemeinen mit der Zahl der Täniolen in den Hydranthen: im Hypostom sind es vier bis fünf und erst weiter abwärts vermehren sie sich ebenso wie die Tentakel, indem jeder Tentakel im Verlaufe einer von Täniolen begrenzten Rinne entspringt.

So erklärt sich die Entstehung der Entodermschläuche in den

Gonanthen von *Cordylophora* ebenso einfach wie befriedigend dadurch, daß das distalwärts gerichtete Wachstum des Entodermsacks durch die von den Hydranthen ererbten Täniolen in bestimmter Weise differenziert wird und in schlauchförmige, peripherische Fortsetzungen ausläuft. Allerdings vermißt man dabei eine vollkommene Regelmäßigkeit der Schläuche in Form, Zahl und Lage; ihre bereits erörterte Variabilität beweist jedoch nur, daß die Täniolenbildung in den Gonanthen von *Cordylophora* noch ebensowenig fixiert ist wie in ihren Hydranthen. Mit dieser Einschränkung stimmen also die Entodermschläuche der Gonanthen von *Cordylophora* nach ihrem Ursprunge mit den Radialschläuchen der Hydromedusen überein. Aus diesem identischen Ursprunge ergeben sich aber auch für die beiderlei Schläuche im allgemeinen dieselben Lagebeziehungen. Denn die Lage der Täniolen bringt es mit sich, daß die Schläuche in beiden Fällen vom Rande der Entodermkuppe, d. h. des künftigen Basalkelchs (*Cordylophora*) oder Centralmagens (Hydromedusen) und daher peripher längs des Außenectoderms aufwachsen, wodurch eben der Binnenraum für das Innenectoderm oder den Glockenkern geschaffen wird. Die Entodermschläuche der Gonanthen von *Cordylophora* und die Radialschläuche der Hydromedusen sind also wirkliche Homologa.

Dies gilt nun aber nicht in demselben Maße von den beiden eben genannten Ectodermprodukten, dem Innenectoderm von *Cordylophora* und dem Glockenkern der Medusen. Denn in der Form seiner ersten Anlage und seines definitiven Zustandes weicht jenes Innenectoderm nicht unbedeutend von einem Glockenkern ab. Indem es aber schließlich als kompakte Masse innerhalb der peripherischen Ectodermschläuche immerhin dieselben Lagebeziehungen aufweist wie ein solider Glockenkern, steht es ihm in diesem entscheidenden Verhalten immer noch näher als das Innenectoderm von *Hydractinia* und *Clava*, das anfangs allerdings einem Glockenkern so ähnlich sieht, aber wegen der Abwesenheit von Radialschläuchen jene Homologie der Lage niemals erreicht.

Wenn also auch das Innenectoderm von *Cordylophora lacustris* nur in gewissen Grenzen einem Glockenkern homolog ist, so muß doch anerkannt werden, daß die Gonanthen dieses Hydropolypen die Grundzüge eines Medusenbaues, nämlich allgemeine Homologa der Radialschläuche und des Glockenkerns enthalten. Kann nun daraus gefolgert werden, daß diese Gonanthen rückgebildete Medusen sind? Weismann, der in ihnen »keine Spur von medusoidem Bau« findet, hält daher auch ihre medusoide Abstammung für unentschieden (Nr. 70,

S. 251, 252); ich glaube dagegen aus meinen Befunden an denselben Gonanthen folgern zu können, daß sie trotz ihres medusoiden Baues keine rückgebildeten Medusen sind.

Bei der Untersuchung, ob ein bestimmter Organismus ein Rückbildungsprodukt ist oder nicht, hat man sich vor allem die Kriterien einer phyletischen Rückbildung zu vergegenwärtigen, die für den ganzen Organismus natürlich wesentlich dieselben sind wie für den einzelnen Körperteil. Nun ist es ja ein allgemein anerkannter elementarer Satz, daß die phyletische Rückbildung eines Körperteils sich am vollständigsten in seinem fertigen Zustande zeigt, auf den vorausgehenden Stufen der individuellen Entwicklung dagegen gradatim abnimmt, so daß die ersten dieser Entwicklungsstufen dem Zustande desselben Körperteils bei den noch nicht zurückgebildeten Vorfahren ähnlicher sind als die späteren Entwicklungsstufen. Das nächste Beispiel dafür bieten die Medusoide von *Tubularia*, die als vollkommene Medusenknospen beginnen, dann aber die medusoiden Anlagen völlig zurückbilden und unterdrücken: die Radialkanäle schwinden, Ringkanal, Velum, Tentakel, Glockenhöhle werden ganz oder teilweise unterdrückt usw.

In den Gonanthen von *Cordylophora* vermisse ich eine solche fortschreitende Rückbildung durchaus: die ersten Anlagen erhalten sich nicht nur bis zuletzt, d. h. bis zum beginnenden Absterben der Gonanthen[1], sondern zeigen teilweise selbst eine fortschreitende Umbildung, so daß umgekehrt wie bei der Rückbildung der Medusoide von *Tubularia* die Medusenähnlichkeit jener Gonanthen im Verlaufe ihrer individuellen Entwicklung eher zunimmt als abnimmt. Ich erinnere hier vor allem an das Innenectoderm, dessen erste Anlage mit einem Glockenkern nur die Abstammung vom Ectoderm gemein hat; sie verbreitet sich, namentlich deutlich in den männlichen Gonanthen, über die ganze Außenseite des noch ungesonderten Entodermsacks und wiederholt dadurch die kappenförmige Bildung des Innenectoderms von *Hydractinia*, deren Gonanthen ebenfalls keine Rückbildung, aber auch keinen Medusenbau erkennen lassen (S. 77). Erst durch die Entstehung der Entodermschläuche wird es dem Innenectoderm von *Cordylophora* ermöglicht, in den Centralraum einzudringen und dadurch die charakteristische Lage eines Glockenkerns zu gewinnen. Die Gonanthen von *Cordylophora lacustris* durchlaufen also, bevor sie ihren definitiven, aber immerhin noch sehr unvollkommenen Medusenbau

[1] Ich brauche wohl nicht zu befürchten, daß jemand diese Altersinvolution mit einer phyletischen Rückbildung verwechselt.

erreichen, einen nicht medusoiden Zustand, der bei den Gonanthen von *Hydractinia* dauernd ist; und daraus folgt nach dem bekannten, oben angedeuteten Grundsatz, daß die Gonanthen von *Cordylophora lacustris* zu unmittelbaren Vorläufern keine Medusen, sondern Gonanthen ohne jeden medusoiden Bau hatten.

Auf Grund dieses Ergebnisses erhält auch die merkwürdige Beobachtung Allmans, daß einzelne Gonanthen von *Cordylophora lacustris* gerade so wie diejenigen einer Clavide (*Rhizogeton fusiforme*, s. Agassiz Nr. 1, S. 226) nach der Entleerung der Geschlechtsprodukte sich in einen Hydranthen verwandelten (Nr. 3, S. 204), eine andre Bedeutung, als Weismann ihr zugestehen möchte. Nach letzterem würde jene Erscheinung nicht dafür sprechen, daß die Gonanthen von *Cordylophora* von Hydranthen abstammten, weil die Gonanthen der Claviden trotz derselben Metamorphose nachweisbar rückgebildete Medusen seien (Nr. 70, S. 251). Diese letztere Annahme habe ich aber bereits widerlegt (S. 77, 78); und so muß jene Verwandlung der Gonanthen von *Cordylophora* in einen Hydranthen allerdings als ein starkes Indicium für ihre polypoide Abstammung gelten.

Thecaphora.

Die Geschlechtsindividuen der Thecaphora sind in der Regel in eine feste chitinige Kapsel (Gonotheca) eingeschlossen; eine solche Kapsel mit ihrem Inhalt heißt ein Gonangium. Nach der bisher allgemein angenommenen, namentlich durch Allman festgestellten Terminologie gilt das anfangs im Gonangium allein befindliche Individuum für ein polypoides Blastostyl, aus dem ebenso wie bei den Athecata entweder Medusen oder medusoide »Gonophoren« als die eigentlichen Geschlechtsindividuen durch Knospung hervorgehen sollen. Ich beginne mit denjenigen Familien der Thecaphora, deren Keimbehälter als Gonophoren bezeichnet werden.

15. Sertularia argentea (Taf. IX, X).

Von L. Aggasiz stammt die erste Beschreibung der Gonangien einer *Sertularia*, nämlich der *Sertularia* (*Dynamena* Ag.) *pumila* (Nr. 1, S. 329). Das Blastostyl (Axis Ag.) ist ein röhrenförmiges Gebilde, dessen distales Ende sich scheibenförmig an den Scheitel der Gonotheca anschließt und von dort aus verzweigte Ausläufer rückwärts entsendet. An diesem Blastostyl knospt ein einziges medusoides Gonophor, mit

einer doppelten Wandschicht als Fortsetzung derjenigen des Blastostyls und einem axialen proboscisähnlichen Schlauch, der von der Wurzel des Gonophors aus als Duplicatur des Entoderms vorwächst. Die Keimmassen liegen zwischen diesem Schlauch und der Doppelwand.

Allman läßt das weibliche Blastostyl von *Sertularia pumila* dicht mit Eizellen besetzt sein und schildert ferner den Austritt der reifen Eier aus dem Gonophor (Nr. 3, S. 43). Dieses soll die Scheitelplatte des Blastostyls durchbrechen und einen außerhalb des Gonangiums liegenden von Gallerte umhüllten Bruchsack bilden, der die Eier enthält (Acrocyste). Bei derselben *Sertularia* fand Allman deutliche Eizellen im Stamm und nahm an, daß sie in das Blastostyl und von dort in das Gonophor einwanderten, wo sie dem »Medusen-Manubrium« aufsäßen (a. a. O S. 150). — Durch de Varenne wurde dies bestätigt (Nr. 67, S. 639).

Ausführlicher schildert Weismann dieselben Gonangien (Nr. 70, S. 169—171). Sie sitzen an Haupt- und Nebenästen auf dem Basalstück eines Hydranthen und enthalten ein schlauchförmiges Blastostyl, dessen distales Ende sich als »Deckenplatte« an die Schlußwand der Gonotheca anlegt. Aus dem Blastostyl entspringt zur Zeit nur ein Gonophor, und zwar das erste an der Basis des Blastostyls, das folgende darüber usf. Die im Entoderm des Stammes entstehenden Eizellen rücken durch das Blastostyl in das Gonophor ein, wo sie bald die Grenzlamelle durchsetzen und so ins Ectoderm gelangen. Diese letztere Schicht, die die Eizellen und den Entodermsack oder »Spadix« unmittelbar überzieht, entspreche dem Ectoderm des Manubrium; darüber seien noch drei Blätter nachweisbar, »die zusammen die Glocke der Meduse repräsentieren« — das Subumbrellarepithel, die Entodermlamelle, die an der Basis des Ovarium vom Spadix entspringe, und das Exumbrellarepithel.

Das reifende Gonophor sondert noch innerhalb des Gonangium auf seiner Oberfläche eine geschichtete Gallerte ab, die »Acrocyste«; sobald es völlig reif geworden, »wächst es durch eine Öffnung in der Spitze des Gonangiums Hernia-artig hervor und dehnt sich dort zu einem ansehnlichen Sack aus, der mit dem gallertartig aufquellenden Secret umgeben ist. Die inzwischen befruchteten Eier treten in den Hohlraum dieses dickwandigen Sackes aus, während das Gonophor selbst mit allen seinen Teilen sich wieder in das Gonangium zurückzieht«. Darauf bildet es an Stelle des zur Seite gedrängten Blastostyls eine Art von Deckenplatte und fällt einer Resorption (Histiolyse) anheim, wodurch für das folgende Gonophor Platz geschaffen wird.

Die männlichen Keimzellen entstehen ebenfalls im Entoderm des

Stammes und reifen in ebensolchen medusoiden Gonophoren wie die Eizellen. Das erste Gonophor legt sich während seines Wachstums an die Deckenplatte des Blastostyls und verdrängt sie allmählich von ihrem Platz. Darauf bildet sich die ganze obere Hälfte des Blastostyls zurück und verschwindet vollständig.

Die bisher allgemein untersuchte *Sertularia pumila* habe ich nicht zur Verfügung gehabt, sondern nur ein weibliches Stöckchen von *Sertularia argentea* aus Helgoland, deren ältere Gonangien sich äußerlich von denen der *Sertularia pumila* dadurch unterschieden, daß die Gonotheca am distalen Ende zwei einander entgegengesetzte seitliche Hörner besitzt (Fig. 215, 216). Ich habe alle Entwicklungsstufen dieser Gonangien untersuchen können.

Die Eizellen von *Sertularia argentea* entstehen wie bei *Sertularia pumila* (s. o.) im Entoderm des Stammes und wandern schon in die jungen Gonangien ein. Ihre Entstehung aus Entodermzellen ist dieselbe wie bei *Corydendrium* und *Clava* (S. 59, 80, 81). Zuerst teilt sich der Kern einer entodermalen Epithelzelle so, daß einer von den Kernen die basale, der andre die distale Hälfte der Zelle einnimmt (Fig. 201). Dann vergrößert sich der Kern der basalen Hälfte, die ihn umschließende Plasmazone wird dunkler und die ganze Zellmasse dehnt sich aus; dann erfolgt die Trennung beider Zellhälften, worauf die basale Hälfte zur Eizelle, die andre zu der sie von der Entodermhöhle trennenden Deckepithelzelle wird (Fig. 202). Diese letztere ist anfangs noch kegelförmig, wird aber nebst den benachbarten Epithelzellen durch das Wachstum der Eizelle abgeplattet. Erst später, nachdem die Eizelle das Epithel merklich gehoben hat, gleicht es sich wieder vollkommen aus.

Diese Befunde decken sich aber keineswegs mit den Angaben meiner Vorgänger, daß bei *Sertularia pumila* die Keimstätte der Eizellen das Entoderm sei. Nur DE VARENNE glaubt gesehen zu haben, daß diese Keimstätte gleichzeitig auch die Ursprungsstätte der Eizellen sei, so zwar, daß diese aus je einer ganzen Entodermzelle entständen und daher stets an die Entodermhöhle selbst grenzten (a. a. O.); doch hat schon WEISMANN diesen durch eine unvollkommene Untersuchungsmethode gewonnenen Befund mit Recht als irrig bezeichnet (Nr. 70, S. 171). Dagegen stellte WEISMANN für alle Hydropolypen mit entodermaler Keimstätte (also auch für *Sertularia*) fest, daß bei ihnen ein bestimmter Nachweis entodermaler Abkunft ihrer Keimzellen überhaupt nicht erbracht werden konnte; und deshalb entschied er sich auf Grund

allgemeiner Erwägungen dafür, daß »in allen diesen Fällen die im Entoderm zu Keimzellen werdenden Eizellen an Ort und Stelle aus dem Ectoderm eingewandert sind«, »mag dies durch Beobachtung bestätigt werden können oder nicht« (Nr. 70, S. 289).

Ich habe nun jene Feststellung Weismanns für *Corydendrium*, *Hydractinia*, *Clava*, *Coryne* und jetzt eben für *Sertularia* unmittelbar widerlegt, woran sich noch weitere analoge Befunde bei *Sertularella*, *Gonothyraea*, *Obelia* anreihen werden. Damit entfällt auch die aus der unzutreffenden Voraussetzung gezogene Schlußfolgerung Weismanns. Und wenn er seiner Sache so sicher zu sein glaubte, daß er selbst einen direkten Nachweis der behaupteten ectodermalen Herkunft jener Keimzellen für entbehrlich hielt, so ist es durch meine Befunde umgekehrt mehr als wahrscheinlich geworden, daß, wo ein entodermaler Ursprung der Keimzellen, die nur im Entoderm angetroffen werden, noch nicht nachgewiesen ist, sie immerhin tatsächlich aus Entodermzellen entstehen (S. 60). — Nachdem sich aber einmal herausgestellt hat, daß die Keimzellen der Hydropolypen bald im Entoderm, bald im Ectoderm entstehen (*Podocoryne*, *Dendroclava* ♀, *Bougainvillea* ♂, *Pennaria*, *Tubularia*, *Eudendrium*, *Dicoryne*, *Cordylophora*), ist es natürlich von keiner grundsätzlichen Bedeutung mehr, welcher Modus für die einzelne Art gilt.

Ich wende mich nun zur Entwicklungsgeschichte der Gonangien unsrer *Sertularia*. Sie knospen als kleine, kreiselförmige Gebilde aus dem Stamm hervor (Fig. 200), und zwar in Ebenen, die senkrecht zu derjenigen stehen, in der die fiederförmig angeordneten Hydranthen liegen. Sie bestehen aus der festen Gonotheca und dem darin eingeschlossenen, aus Ecto- und Entoderm gebildeten Weichkörper, für den ich aber den bisher üblichen Namen »Blastostyl« ablehne, da er nach meinen Beobachtungen sich wenigstens bei den Sertulariden und Plumulariden weder als Träger von selbständigen Geschlechtsindividuen noch als Homologon der Blastostyle der Athecata erweist, vielmehr selbst ein Geschlechtsindividuum darstellt wie die Gonanthen der Athecata. Er kann daher nur ebenso heißen.

Das Gonangium von *Sertularia argentea* behält äußerlich die Kreiselform noch längere Zeit, auch nachdem schon Eizellen in dasselbe eingewandert sind; sein Gonanth zeigt dagegen sehr bald gewisse typische Veränderungen (Fig. 203). Das Ectoderm, das anfangs der Gonotheca dicht anliegt, bleibt in dieser Verbindung nur an ihrer ziemlich ebenen Schlußseite und eine kurze Strecke weit über den Rand dieser Seite hinaus, zieht sich aber weiter abwärts im größten Teil des kegelförmigen

Gonangium von der Gonotheca vollständig zurück. Das abgerundete Ende des Entodermschlauchs stößt mit seinem Scheitel an die Schlußplatte des Ectoderms, folgt ihm aber oft nicht bis zum Rande der Schlußseite, so daß dort Lücken zwischen beiden Schichten bleiben, die ich um so weniger schlechtweg als Kunstprodukte infolge der Konservierung bezeichnen möchte, als gleich darunter die Verbindung von Ecto- und Entoderm eine feste und dauernde ist.

Die im Entoderm des Gonanthen befindlichen Eizellen stülpen es gegen die Höhlung in ähnlicher Weise aus, wie es bei *Corydendrium* geschieht, so daß sie nur mit einem kleinen Teile ihrer Oberfläche das Ectoderm berühren. Niemals habe ich beobachtet, daß zwischen ihnen und dem Ectoderm die ursprüngliche Grenzlamelle fehlte, die vielmehr, wenigstens bis zum Auftreten des Innenectoderms, stets über die Eizellen hinzieht. Anderseits müßte eine aktive Durchbohrung der Grenzlamelle durch die Eizellen zur Folge haben, daß sie aus dem Niveau des Entoderms hervortreten, was aber auf den hier besprochenen Entwicklungsstufen normalerweise niemals vorkommt[1]. Allerdings ist aber sehr bald auch zwischen dem Entoderm und den größeren Eizellen eine neue Grenzlamelle zu sehen, so daß sie von da ab von einer cuticularen Hülle vollständig umschlossen sind.

Während des weiteren Wachstums der Gonangien verändert sich ihre Gestalt in auffälliger Weise (Fig. 204). Sie strecken sich bedeutend und schwellen dabei in der Mitte ihrer Länge an, verschmächtigen sich dagegen distalwärts im Zusammenhang mit einer Veränderung ihrer früheren Endfläche. An zwei einander gegenüberliegenden Stellen des Randes dieser Fläche wächst die Gonotheca in zwei hornähnliche hohle Fortsätze aus, zwischen denen die Mitte der Fläche kraterförmig hervortritt (Fig. 215, 216). Der Endabschnitt des Gonanthen, der mit den eben genannten Teilen der Gonotheca in Verbindung bleibt, ist die schon erwähnte Deckenplatte; sie entsendet in die Hörner der Gonotheca entsprechende Zipfel beider Körperschichten, darunter zieht aber nur das Ectoderm auf eine kurze Strecke an der Gonotheca hinab. Unter der Mitte der Deckenplatte hat sich indessen der von der Gonotheca weit abstehende Gonanth stark zusammengezogen, und diese anfangs kurze Einschnürung wächst allmählich zu einem röhrenförmigen Abschnitt oder dem Hals des Gonanthen aus, an den sich weiter abwärts der die reifenden Eizellen enthaltende Hauptabschnitt oder der Keim-

[1] Bisweilen traf ich zweifellos kranke Gonangien von *Sertularia argentea* an, in denen einige große Eizellen selbst das ganze Ectoderm durchbrochen hatten und nun außerhalb der Gonanthen lagen.

sack anschließt. Durch die wachsenden Eizellen wird er nach außen bauchig aufgetrieben; da sie aber gerade nach innen vorragen, verengen sie seine Höhlung bis auf spaltförmige Zwischenräume. Unter dem Keimsack, wo sich nur kleinere Eizellen der Gonanthen befinden, verschmächtigt er sich wieder zu einem einfach schlauchförmigen Basalabschnitt.

Die beschriebene Form der Gonotheca ist nicht vollkommen radiärsymmetrisch, da die Hörner nach einer Breitseite gebogen sind, und diese letztere im Bereich des Halses konkav, darunter aber nur wenig vorgewölbt ist, so daß sie im ganzen als die flachere Seite gegenüber der andern, gleichmäßig konvexen Breitseite imponiert. In der Regel ist eine entsprechende Biegung des Gonanthen ebenfalls vorhanden und der Gegensatz seiner beiden Breitseiten nimmt, wie sich gleich zeigen wird, in der Folge bedeutend zu. Um ihm einen rein äußerlich passenden Ausdruck zu geben, nenne ich die flachere Seite der Gonotheca und die ihr korrespondierende Seite des Gonanthen die Bauchseite, die gegenüberliegende die Rückenseite.

In dieser Entwicklungsperiode des Gonangium, in der es beinahe schon die definitive Größe erreicht hat, besteht sein Weichkörper noch immer bloß aus dem einheitlichen, im ganzen flaschenförmigen Gonanthen mit den zwei einfachen Epithelien des Ectoderms und des Entoderms. Dennoch zeigen sich an ihm schon die Anfänge weiterer Um- und Neubildungen. — Frühzeitig hat sich der Keimsack an der Bauchseite unmittelbar unter dem Ansatz des Halses stärker hervorzuwölben begonnen, und innerhalb dieser Vorwölbung sieht man eine nach innen vorspringende und nach Ausweis von Längs- und Querdurchschnitten etwa linsenförmige Verdickung des Ectoderms (Fig. 204, 213). Darauf löst sich die tiefere Hauptmasse dieser Verdickung als linsenförmige Platte von dem außen zurückbleibenden Epithel oder der einfachen Fortsetzung des übrigen Ectoderms ab; und die Ablösung ist eine so vollkommene, daß zwischen beiden Schichten eine neue Grenzlamelle entsteht. Die linsenförmige Platte ist nun die Anlage eines ebensolchen Parectoderms oder Innenectoderms, wie wir es bei *Hydractinia* kennen lernten.

Während dieses Innenectoderm der Gonanthen von *Sertularia argentea* sich zwischen dem Außenectoderm und dem Entodermsack ausbreitet und dünner wird, spaltet es sich in zwei Schichten, die in allen Dingen der äußeren Deckschicht und der inneren Anlage des Füllgewebes bei *Hydractinia* entsprechen (Fig. 205). Beide bleiben nicht lange glatt getrennt, sondern vereinigen sich wieder auf kürzere oder

längere Strecken oder verbinden sich wenigstens durch Zellenbrücken (Fig. 206). Die tiefere Schicht entsendet in alle spaltförmigen Zwischenräume zwischen Eizellen und Entoderm zarte Fortsätze, die jene Zellen allseitig mit einem lockeren, bindegewebsartigen Füllgewebe umspinnen. Diese passive Einbeziehung der noch in Entodermnischen ruhenden Eizellen in das Innenectoderm wird später noch auffälliger, sobald die tiefen Falten des Entodermsacks sich zwischen den großen Eizellen nach innen zurückziehen und wieder einen einfachen, wenig eingebuchteten Schlauch bilden; denn alsdann hebt sich die Masse der zusammengedrängten Eizellen mit dem sie umhüllenden Füllgewebe wie eine besondere Schicht von dem Entoderm ab (Fig. 207). Die Übereinstimmung mit den Gonanthen von *Hydractinia* läßt sich auch in diesem Punkte nicht verkennen.

Es verlassen also die Eizellen von *Sertularia* zweifellos das Entoderm, in dem sie anfangs lagern, aber doch auf eine ganz andre Weise als wie es Weismann annahm. Weder durchbrechen sie die Grenzlamelle (S. 112), noch führen sie überhaupt eine aktive Ortsveränderung aus, sondern werden an Ort und Stelle noch innerhalb des Bereichs des Entoderms in das Füllgewebe des Innenectoderms aufgenommen, um aus jenem Bereich erst durch spätere Lageveränderungen des Entoderms selbst herauszukommen.

Eine zweite ectodermale Neubildung beginnt gleichzeitig mit der Entwicklung des Innenectoderms, also ebenfalls an dem noch ungeteilten Gonanthen, jedoch an der Außenseite des Ectoderms (Fig. 204, 205). Dieses verdickt sich an verschiedenen Stellen des Keimsacks zu unregelmäßigen äußeren Vorsprüngen; die aufgelockerte, vacuolisierte äußere Lage dieser Vorsprünge löst sich zuerst dicht über der Anlage des Innenectoderms von der darunter zurückbleibenden festeren Epithellage ab, worauf diese Abblätterung sich rasch über den ganzen Keimsack und aufwärts über ihn hinaus längs des Halses ausbreitet. Gleichzeitig hebt sich diese äußerste Ectodermlage frei von dem darunterliegenden Ectodermepithel (Außenectoderm) ab, so daß man sie als Mantel (Tunica) der Gonanthen bezeichnen kann. Zuletzt reicht dieser Mantel aufwärts bis an die Deckenplatte, abwärts bis zum Basalabschnitt des Gonanthen und läuft an diesen Grenzen in das übrige Ectoderm aus (Fig. 207). Auch längs der Mitte der Rückenseite unterbleibt die Sonderung des Mantels, so daß dort nur eine einfache Ectodermlage das Entoderm überzieht (Fig. 213).

Entsprechend seiner unregelmäßigen Anlage besteht der Mantel der Gonanthen von *Sertularia* nicht aus einem glatten Epithel, sondern

zeigt ganz unregelmäßige Verdickungen und dürfte gelegentlich selbst durchbrochen sein. Immerhin kann man die von ihm umschlossene spaltförmige Höhle die Mantelhöhle nennen. — Es ist nicht unwichtig, hervorzuheben, daß der Mantel, obgleich er vornehmlich den Keimsack überdeckt, doch eigentlich nicht zu dem letzteren, sondern nach seinen Grenzen zum ganzen Gonanthen gehört, was später noch deutlicher hervortritt.

Nachdem die Ausbildung des Innenectoderms und der Tunica bis zu einem gewissen Grade vorgeschritten ist, beginnt eine eingreifende Veränderung am ganzen Keimsack. Seine ventrale Vorwölbung nimmt in dem Maße zu, als die in ihm enthaltenen Eizellen wachsen und sich dabei von der Rückenseite zurückziehen. Zugleich verschiebt sich der Ansatz des sich verlängernden und verschmälernden Halses so weit dorsalwärts, daß er vollständig an der Rückenseite des Keimsacks entspringt, wodurch die Bauchseite des letzteren noch stärker hervortritt (Fig. 205). Dann sieht man schon unter der Tunica eine Einschnürung zwischen dem Halse und dem Keimsacke, die immer weiter abwärts vorrückend von der Rückenseite des Keimsacks eine röhrenförmige Fortsetzung des Halses abschnürt, bis diese endlich bis dicht an den Basalabschnitt des Gonanthen heranreicht (Fig. 207). Ein wenig unterhalb dieser Stelle entwickelt sich von der Bauchseite her eine ähnliche, aber schräg dorsal- und aufwärts gerichtete Einschnürung zwischen dem Keimsack und dem Basalabschnitt des Gonanthen, was zur Folge hat, daß der Keimsack endlich nur noch durch einen kurzen Stiel mit dem Basalabschnitt einerseits und dem verlängerten Halse anderseits zusammenhängt (Fig. 217). In der Regel ist der letztere frei von Eizellen, und nur gelegentlich fand ich darin einige kleine Eizellen.

Die Tunica hört, wie vorher an dem mittleren Rückenstreifen des ursprünglichen Keimsacks, nunmehr auch an der langen Halsröhre des Gonanthen auf; und da deren ectodermale Umhüllung sich nicht von der seitlich abgeschlossenen Tunica unterscheidet, so erscheint die entodermale Achse der Halsröhre in die Tunica eingebettet (Fig. 214), und die letztere erst recht als ein nicht dem Keimsack, sondern dem ganzen Gonanthen angehörender Teil.

Der Austritt der reifen Eier aus dem Keimsack in die Acrocyste, eine gallertig-cuticulare Blase außerhalb des Gonangium, wurde von Allman und Weismann wesentlich übereinstimmend angegeben (S. 112), aber wie der letztere Beobachter ausdrücklich bemerkt (Nr. 70, S. 170 Anm.), nicht direkt beobachtet, sondern aus einzelnen nicht zusammen-

hängenden Befunden erschlossen. Ich habe denselben Vorgang bei *Sertularia argentea* in einer lückenlosen Reihe von aufeinanderfolgenden Stufen verfolgen können, ihn aber anders gefunden als die genannten Beobachter. Dies kann nicht wohl auf die Verschiedenheit der beiderseits untersuchten *Sertularia*-Arten zurückgeführt werden, da das wirklich Beobachtete in beiden Fällen übereinstimmt, und meine neuen Befunde nur an die Stelle der früheren hypothetischen Ergänzungen treten.

Während der Abschnürung des Keimsacks nähert sich sein Scheitel der Deckenplatte und drängt den bereits in Schrumpfung begriffenen Hals des Gonanthen zur Seite (Fig. 206, 207). Dann zeigen sich in der Mantelhöhle schon die ersten Spuren der Acrocysten-Gallerte, nämlich außerordentlich zarte, konzentrisch um den Scheitel des Keimsacks verlaufende Streifen als Ausdruck von aufeinander abgelagerten Secretschichten. In dem Maße als diese Ablagerungen zunehmen, schreitet die Rückbildung des Halses und der Deckenplatte weiter fort. Der Hals schrumpft zu einem schmalen, soliden Strang zusammen, dessen obere Abschnitte noch vor dem Austritt der Eier aus dem Gonangium ganz unkenntlich werden können, oder wenn sie auch bis nach diesem Zeitpunkt sichtbar bleiben, immerhin als ein wirkliches Rudiment zu bezeichnen sind (Fig. 208, 217). Nur der unterste, in den Basalabschnitt des Gonanthen einmündende Teil des Halses scheint der Rückbildung länger zu widerstehen. Während seiner Atrophie rückt der Hals ganz an die Dorsalseite des Gonangium und zieht dabei auch das blasig aufgetriebene und nach der bisherigen Übung zur Deckenplatte gerechnete Ende des ursprünglichen Entodermsacks mit sich; der Schlußplatte des Gonangium oder seinem Deckel liegt alsdann nur noch das dünn ausgezogene Ectoderm der Deckenplatte an, in dessen Rand schon vorher ein ganzer Kranz von Zähnen aus der Gonotheca eingewachsen ist.

Infolge der beschriebenen Rückbildungen hat sich die von der Gallerte mehr und mehr angefüllte Mantelhöhle über dem Keimsack bedeutend erweitert; und wahrscheinlich unter dem Druck dieser wachsenden Gallerte wird endlich die dünne Ectodermdecke durchbrochen und der Deckel des Gonangium gehoben, der dann noch einige Zeit an einer Stelle des Randes der Öffnung hängen bleibt (Fig. 209). Am Keimsack hat sich indessen das Ectoderm durch starke Ausdehnung außerordentlich verdünnt; nur am Scheitel ist es wie schon früher verdickt, und diese Scheitelplatte spielt beim Austritt der Eier eine besondere Rolle. Denn während die Gallerte unter dem Deckel nach

außen hervorquillt, stülpt sich jene Scheitelplatte in der Form eines Handschuhfingers in den Gallertpfropf hinein und rückt mit ihm bis dicht vor die Öffnung. In diesen von der Scheitelplatte gebildeten Bruchsack des Außenectoderms zwängt sich je ein reifes Ei, nachdem das umgebende Füllgewebe zerrissen oder aufgelöst ist, hinein, erweitert ihn entsprechend und zerreißt ihn an seiner Spitze, um in die massig vorgequollene Gallerte überzutreten (Fig. 210). Nach jedem Durchtritt eines Eies schließt sich der Bruchsack wieder (Fig. 211), bis ein andres Ei aus dem Keimsack vordringt. Indem aber die Eier sich innerhalb der aus dem Gonangium hervorgequollenen Gallertmasse ansammeln, entsteht um sie herum eine kuglige Höhle, an deren Peripherie die Gallertschichten zu einer festen Membran verschmelzen. Damit ist die Acrocyste hergestellt, die noch längere Zeit, wahrscheinlich bis zur Ausbildung der »Planulae«, durch ihren Gallertstiel mit dem Gonangium zusammenhängt (Fig. 217).

Sobald alle Eier den Keimsack verlassen haben, zieht er sich stark zusammen, das Ectoderm verdickt sich wieder, der Entodermschlauch verkürzt sich und das zwischen diesen beiden Teilen befindliche Füllgewebe ballt sich zu einer kompakten Masse zusammen.

Über die weiteren Schicksale des Gonangium unsrer *Sertularia* ist es nicht ganz leicht ins reine zu kommen, weil die mit einer gefüllten Acrocyste besetzten Gonangien, von denen ich eine beträchtliche Anzahl untersuchte, ganz divergente Bildungen zeigen. A priori wäre es ja sehr wahrscheinlich, daß der Basalabschnitt des Gonanthen, der allein noch entwicklungsfähige Eizellen enthält, in dem Maße als der entleerte erste Keimsack sich zurückbildet und unter der Acrocyste zusammenschrumpft, einen zweiten Keimsack durch Abschnürung aus sich hervorgehen ließe. Ich habe jedoch niemals eine Andeutung eines solchen Vorgangs gesehen und keine Veranlassung anzunehmen, daß dies bloß einem ungünstigen Zufall zuzuschreiben sei, da sämtliche hier in Betracht kommende Gonangien ausschließlich Rückbildungsstufen jenes Basalabschnitts aufweisen[1].

Im einfachsten Fall löst sich die Verbindung des Basalabschnitts mit dem Rudiment des Keimsacks, der letztere verschwindet nebst der Acrocyste, und der Basalabschnitt zerfällt im Grunde der im übrigen leeren Gonotheca, ohne daß seine zum Teil schon ziemlich großen Ei-

[1] Die Bildung neuer Keimsäcke über dem ersten, also aus der Halsröhre heraus, wie es Weismann für *Sertularia pumila* annimmt (S. 112), ist bei *S. argentea* natürlich völlig ausgeschlossen, da die Halsröhre sich schon vor der Entleerung des ersten Keimsacks zurückbildet.

zellen ihn verlassen hätten (Fig. 216). In andern Fällen zeigt sich der Basalabschnitt in breitem Zusammenhange mit dem scheinbar eben erst entleerten Keimsack, enthält aber keine größeren Eizellen mehr wie früher, und ist in seiner unteren Hälfte schon zu einem Faden zusammengeschrumpft (Fig. 215). Unter solchen Umständen ist es wenigstens möglich, wenn auch m. E. nicht wahrscheinlich, daß die größeren Eizellen eines solchen Basalabschnitts vorher in den ersten Keimsack eingewandert und dort zur Reife gekommen waren.

Nach allem erzeugen also die Gonanthen von *Sertularia argentea* nur einen einzigen Keimsack aus ihrer oberen Hälfte, während die untere Hälfte, der Basalschnitt, zu keiner solchen Ausbildung gelangt und zugrunde geht, selbst wenn er größere Eizellen enthält.— In allen Fällen geht die Rückbildung des Mantels mit derjenigen des Keimsacks und des übrigen Gonanthen Hand in Hand, nachdem er ausschließlich als ein Hüllorgan, und wie es scheint weniger des Keimsacks als der sich ansammelnden Gallerte gewirkt hat.

Endlich habe ich noch einige Gonangien beobachtet, in denen ein Keimsack überhaupt nicht zur Abschnürung kam. Die Gonanthen dieser Kapseln bleiben einfache Schläuche mit kurzem, weiten Hals, auch nachdem die Bildung der Tunica begonnen hatte (Fig. 212). Daß aber die Abschnürung des Keimsacks nicht etwa nur verschoben, sondern ganz aufgegeben war, glaube ich daraus entnehmen zu dürfen, daß einige große Eizellen nach Durchbruch des sie umschließenden Entoderms in den Hals und den Hohlraum der Deckenplatte vorgedrungen, also doch wohl bestimmt waren, dort zu reifen und den Gonanthen und das Gonangium direkt, ohne Vermittlung eines abgeschnürten Keimsacks zu verlassen. Ich glaube auch nicht, daß diese ungewöhnliche Erscheinung gleichzeitig eine pathologische sei, denn eine solche Verwandlung des ganzen Gonanthen in einen sackförmigen Keimträger wurde bereits von Weismann bei andern Thecaphoren (*Plumularia*, *Sertularella*) teils ebenfalls als Ausnahme, teils als normaler Entwicklungsvorgang festgestellt, und ich werde dafür noch weitere Belege beibringen.

Diese Befunde erweisen schon eine unverkennbare Übereinstimmung zwischen den Gonanthen von *Sertularia* und denen der Athecata und eine gewisse Berechtigung, die ersteren nicht als Blastostyle, sondern als Homologa der Gonanthen der Athecata anzusehen. Spätere Vergleiche werden dies noch vollständiger begründen.

Die schon im Eingange dieses Kapitels angeführte Auffassung, daß in jedem Gonangium ein polypoides Blastostyl durch Knospung Medusen oder »Gonophoren« von dem phyletischen Wert einer Meduse erzeugt, erfreut sich noch immer allgemeiner Zustimmung, da sie teils durch unmittelbare Beobachtungen, teils durch Vergleiche gestützt wird. In der Tat kann es nicht bezweifelt werden, daß, wie ich selbst es noch ausführen werde, die Medusen und sonstigen Keimträger der Campanulariden (*Gonothyraca, Campanularia, Obelia* usw.) aus den ursprünglichen Individuen der Gonangien wirklich hervorknospen; und da solche Knospenträger bei den Athecata (*Podocoryne, Hydractinia, Eudendrium* usw.) sich in überzeugendster Weise als mehr oder weniger modifizierte Hydranthen oder »Blastostyle« erweisen, konnten auch die Träger der Geschlechtsindividuen bei den Campanulariden scheinbar mit Recht für Blastostyle erklärt werden.

Diese Deutung wurde alsdann auf den ganz ähnlichen Inhalt der Gonangien der übrigen Thecaphora übertragen, wo sich überdies ein direkter Beweis für den Polypencharakter des knospentragenden Blastostyls fand, indem das Blastostyl der weiblichen Gonangien in mehreren *Halecium*-Arten neben dem Gonophor richtige Hydranthenköpfchen trägt (Hincks, Nr. 45, S. 221, Allman, Nr. 3, S. 58). So entstand die Überzeugung, daß jedes Gonangium ganz allgemein nicht wie das »Gonophor« der Athecata ein einzelnes Geschlechtsindividuum vorstelle, sondern gewissermaßen einen Stock einschließe, bestehend aus einem Hydranthen (Blastostyl) und den daran knospenden Geschlechtsindividuen (Gonophoren, Medusen). — Und dennoch lehrt uns die Entwicklungsgeschichte der Gonangien zunächst von *Sertularia argentea*, der sich aber, wie wir sehen werden, alle untersuchten Sertulariden und Plumulariden sowie *Halecium* anschließen, daß die Auffassung ihres Gonangieninhalts in dem angegebenen Sinn eine irrige und nur daraus zu erklären ist, daß dessen Entwicklung sehr unvollkommen oder gar nicht untersucht wurde.

Nach der üblichen Terminologie würde das »Blastostyl« eines jeden älteren Gonangium von *Sertularia argentea* die Deckenplatte, die ganze Halsröhre und den Basalabschnitt des Gonanthen umfassen, während der gestielte Keimsack das medusoide »Gonophor« darstellte, das durch Knospung aus dem Blastostyl hervorginge. Nach Ausweis der geschilderten Entwicklungsgeschichte dieser Teile wird man jedoch jenes angebliche Gonophor auch bei weitherzigster Interpretation nicht als Knospe des Blastostyls bezeichnen können. Denn es wächst nicht in völlig indifferentem Zustande aus seinem Träger hervor, um seine be-

sonderen Gewebe und Organe erst während seiner individuellen Existenz zu entwickeln, wie wir es an den knospenden Medusen und Gonanthen der Athecata sahen; vielmehr entwickelt und entfaltet jeder Keimsack von *Sertularia argentea* schon vor seiner Abschnürung, also während er noch ein integrierender Abschnitt des ganzen Gonanthen ist, alle besonderen Teile, die ihn später auszeichnen (eingebuchteter Entodermschlauch mit den Eizellen, Innen- und Außenectoderm) und zeigt nach der Abschnürung keine andre Veränderung, als die durch die wachsenden Eizellen bedingte Vergrößerung.

Die angeblichen Gonophoren oder die gestielten Keimsäcke von *Sertularia argentea* entstehen daher nicht als Knospen, sondern je als integrierender und Hauptabschnitt des ursprünglichen und ungeteilten Weichkörpers des Gonangium oder eben des Gonanthen, und erhalten eine gewisse Selbständigkeit erst durch eine relativ späte Abschnürung von der andern Gonanthenhälfte. Folgerichtig ist denn auch die längste Zeit der ganze einheitliche Gonanth das eigentliche Geschlechtsindividuum, dessen nach der Abschnürung des Keimsacks zurückbleibender Rest oder das sogenannte Blastostyl überhaupt kein wirklich selbständiges Individuum darstellt.

Infolge dieser Feststellungen erhalten auch die Fragen nach dem polypoiden oder medusoiden Charakter der besprochenen Teile andern Sinn und andre Richtung. Statt irgendwelche Wahrscheinlichkeitsgründe dafür zu suchen, daß der, den bereits gestielten Keimsack tragende reduzierte Gonanthenrest ein polypoides Individuum (Blastostyl) sei, können wir jetzt vielmehr nur fragen, ob das einzige unzweifelhafte Individuum des Gonangium, nämlich der ungeteilte Gonanth, etwa ein modifizierter Polyp ist. Und dies glaube ich bestätigen zu können, aber gar nicht nur auf Grund allgemeiner Erwägungen oder wegen der obenerwähnten Befunde an *Halecium*, sondern ganz besonders auf Grund einer Beobachtung an *Sertularia argentea* selbst.

An meinem einzigen Stöckchen fand ich zufälligerweise — und dies mag sich nicht selten wiederholen — in der Reihe von Gonangien, wo sonst keine Hydranthen vorkommen, doch einen solchen, aber mit bemerkenswerten Abweichungen von den normalen, an den Seiten des Stammes sitzenden Hydranthen (Fig. 218, 219). Er war erstens merklich größer als die letzteren und seine Hydrotheca nicht mit dem Stamm seitlich verwachsen, sondern bis zum kurzen Stiele ganz frei; ferner war sein Tentakelkranz schwach entwickelt, und in seinem Darmraum

befanden sich einige unverkennbare Eizellen. Mit einem Wort: dieses merkwürdige Individuum war durch seinen Ursprungsort zum Gonangium bestimmt, erreichte auch in einigen Stücken dessen Bildung, um in der Hauptsache doch zu einem Hydranthen auszuwachsen. Mag dieser Befund auch nur eine Ausnahme sein, so beweist er immerhin, wie mir scheint, unmittelbar, daß die jungen, ungeteilten Gonanthen von *Sertularia argentea* umgewandelte Hydranthen sind.

Die Betrachtung desselben Hydranthen zeigt uns aber noch eine Eigentümlichkeit, die, so weit ich sehe, bisher nirgends beachtet worden ist, obgleich sie sich bei allen normalen Hydranthen von *Sertularia argentea*, sowie überhaupt aller Sertulariden und Plumulariden wiederholt. Ich meine die bruchsackähnliche Ausstülpung der unteren Hälfte des Hydranthenköpfchens, die sich auf derselben vom Stamm abgewendeten Seite befindet, wo bei den Gonanthen der Keimsack sich abzuschnüren beginnt (Bauchseite s. o.). Die Übereinstimmung beider Teile, des Bruchsacks des Hydranthen und des sich eben abschnürenden Keimsacks der Gonanthen, ist so vollständig, daß, nachdem die Identität dieser beiderlei Individuen im ganzen eben nachgewiesen worden ist, an der echten Homologie jener ihrer Säcke nicht zu zweifeln ist (Fig. 205, 218). Natürlich ist dann der Bruchsack der Hydranthen als der älteren Formen durch Vererbung in den Keimsack der Gonanthen übergegangen, und folglich der letztere ein polypoides Organ, das sich äußerlich nur durch eine weiter fortschreitende Abschnürung, bedeutsamer jedoch durch seine neuerworbene Funktion als Reifungsstätte sich von seiner Ausgangsform, dem Bruchsack des Hydranthen unterscheidet.

Doch bleibt hier, um jedem Einwande zu begegnen, noch ein Punkt aufzuklären übrig. Der beschriebene Bruchsack der Hydranthen zeigt sich, wie man sieht, an den in ihrer Hydrotheca ruhenden Individuen; man könnte daher vermuten, daß jener Sack keine dauernde Bildung, sondern nur der Ausdruck einer vorübergehenden starken Zusammenziehung des Hydranthen sei. Und in der Tat sehe ich einen starken Rückziehmuskel aus dem Grunde der vom Sack gebildeten Bucht schräg hinab zur Hydrotheca ziehen, sowie auch die ebenso gebauten Hydranthen von *Sertularella* nach meiner Beobachtung bei vollständiger Streckung und verdoppelter Länge den Sack ganz ausgleichen. Nun kann man es dahingestellt sein lassen, ob dieser letztere Zustand ohne weiteres als der normale zu bezeichnen ist oder nicht; denn entscheidend scheint mir die Entwicklung des Sackes zu sein.

Die Hydranthenknospe beginnt genau wie der knospende Gonanth als eine distal verbreiterte und am Ende abgestutzte Ausstülpung, die in der Hydrotheca noch vollständig eingeschlossen ist (Fig. 220). Sobald die ersten Andeutungen der Tentakel im Umkreise der Decke auftreten, erscheint auch schon die Anlage des Bruchsacks, obgleich von einer Zusammenziehung des unfertigen, den Rückziehmuskel noch entbehrenden Hydranthen nicht die Rede sein kann (Fig. 221). Mag also auch der Bruchsack unsrer Hydranthen ursprünglich im Zusammenhang mit ihrer bedeutenden Contractionsfähigkeit entstanden sein, so zeigt er sich gegenwärtig als eine dauernde Formbildung derselben, die, worauf es doch zunächst allein ankommt, auf die Gonanthen vererbt werden konnte.

Der Keimsack der Gonanthen von *Sertularia argentea* ist also nicht nur kein Knospungsprodukt (S. 123), sondern erweist sich schlechtweg als ein von den Hydranthen ererbtes polypoides Organ, ohne eigne genetische oder physiologische Individualität. Dadurch gewinnt aber die Auffassung des ganzen Gonanthen samt dem Keimsack als eines einzigen polypoiden Geschlechtsindividuums und folglich eines Homologons der Gonanthen der Athecata eine neue Stütze. Man kann dies auch so ausdrücken: das Gonangium von *Sertularia* und jedes ähnliche Gonangium ist den Gonanthen der Athecata homolog. Denn daß die Gonotheca dem Periderm der letztgenannten Gonanthen gleichwertig ist, bedarf keines Beweises.

Nunmehr erledigt sich aber auch die weitere Frage nach der medusoiden Natur des Keimsacks in sehr einfacher Weise. Die Ansicht, daß er eine rückgebildete Meduse sein könnte, hat jetzt aus der Diskussion überhaupt auszuscheiden. Denn mag eine durch Knospung entstandene vollkommene Hydromeduse durch andauernde Rückbildung nicht nur sessil werden, wie etwa bei *Tubularia*, sondern auch dem Zustande jenes Keimsacks sich noch so sehr nähern, so kann doch von ihrer Verwandlung in den letzteren, nachdem er sich als ein von den ältesten Individualformen der Hydropolypen, nämlich den Hydranthen ererbtes Organ erwiesen hat, natürlich nicht mehr die Rede sein. Dagegen wäre es umgekehrt denkbar, daß derselbe Keimsack allmählich zu einer medusoiden Bildung gelangte. Nun fehlt aber in ihm jede wirkliche Medusenähnlichkeit, wozu doch wenigstens die Bestandteile einer Umbrella vorhanden sein müßten. Weder anfangs noch später finden sich Spuren der Radialschläuche oder selbst einer Entodermlamelle; und die Ähnlichkeit in der Anlage des Innenectoderms

und eines Glockenkerns hat genau dieselbe Bedeutung wie bei *Hydractinia* (S. 77): man kann ihre Homologie ganz im allgemeinen zugeben, ohne daß dadurch ein unmittelbarer und bestimmt gerichteter Zusammenhang zwischen den beiden ganzen Formen erwiesen wäre. Innenectoderm und Glockenkern verhalten sich in diesem Fall ungefähr so zueinander wie das Mesoderm vieler Bilateralien, dessen allgemeine Homologie niemand leugnen, aber ebensowenig ohne weiteres als Beweis einer ganz bestimmten Descendenz ansehen wird.

Die Keimsäcke von *Sertularia argentea* enthalten keinerlei Merkmale wirklicher Medusen; sie von solchen abzuleiten ist vollends ausgeschlossen.

Kann nun aber das, was für *Sertularia argentea* gilt, ohne weiteres auf *Sertularia pumila*, das mir aus eigner Anschauung nicht bekannte Untersuchungsobjekt der früheren Beobachter, übertragen werden, bloß deshalb, weil ich meine durchaus abweichenden Befunde an *Sertularia argentea* mit aller Bestimmtheit glaube vertreten zu können? — Da es sich schon gezeigt hat und noch zeigen wird, wie verschieden die Entwicklung der Geschlechtsindividuen auch innerhalb relativ enger Grenzen der Hydropolypen verlaufen kann (vgl. *Syncoryne — Coryne*), so würde ich es nicht von vornherein für unmöglich halten, daß *Sertularia pumila*, entsprechend jenen schon aufgezählten älteren Angaben, in der ganzen Bildung und Entwicklung der Gonangien gewissermaßen grundsätzlich von jener andern Art derselben Gattung, *Sertularia argentea*, abwiche — falls diese Angaben sich als begründete darstellten.

Für Agassiz (Nr. 1, S. 329) und noch mehr für Allman (Nr. 3, S. 47) gilt es auch ohne Untersuchung der Entwicklung der Gonangien aller Thecaphora für selbstverständlich, daß sie ein polypoides Blastostyl mit daraus hervorknospenden medusoiden Gonophoren oder Medusen enthielten; auf diese nicht weiter begründete Annahme brauche ich also nicht einzugehen. Auch für Weismann stand es von vornherein fest, daß alle in Gonangien vorkommenden Gonophoren »durch Knospung« entständen (Nr. 70, S. 14); den medusoiden Charakter dieser Knospen suchte er dagegen aus ihrem Bau oder ihren Verwandtschaftsbeziehungen im einzelnen nachzuweisen, allerdings wie immer ohne sonderliche Berücksichtigung ihrer Entwicklung.

Bezüglich des ersten Punktes verweist Weismann zum Beweise dafür, daß das erste Gonophor von *Sertularia pumila* »ganz unten am Blastostyl hervorsproßt«, ausschließlich auf ein von ihm abgebildetes älteres Gonangium mit fertig gestieltem Keimsack (Nr. 70, S. 169), dessen wirkliche Entstehung zu prüfen offenbar für überflüssig galt,

da seine Homologie mit den in der gleichen Lage befindlichen Medusenknospen von *Obelia* usw. auf der Hand lag. Es liegt hier jedoch dieselbe Verwechslung vor wie hinsichtlich des Innenectoderms und des Glockenkerns, deren allgemeine Homologie irrigerweise für eine specielle Identität gehalten wurde (S. 126). So erkenne auch ich die allgemeine Homologie des Keimsacks aller Sertularien mit den Medusenknospen der Campanulariden an, was mich aber nicht hindert, die »Knospung« jenes Organs zunächst bei *Sertularia argentea* auf Grund seiner Entwicklungsgeschichte zu bestreiten. Das von Weismann angeführte Gonangium von *Sertularia pumila* gleicht eben in allen Stücken den ebenso alten Gonangien von *Sertularia argentea*, deren Keimsack erwiesenermaßen keine Knospe, sondern nur ein abgeschnürter Teil des ursprünglichen Gonanthen ist; daher ist der Analogieschluß auf eine gleiche Entwicklung der andern Art derselben Gattung, *Sertularia pumila*, sicherer als der Vergleich zwischen Campanulariden und Sertulariden. Und dies um so mehr, als ich die von mir beschriebene Abschnürung der Keimsäcke von *Sertularia argentea* auch bei *Diphasia, Plumularia, Aglaophenia, Antennularia, Halecium* unmittelbar bestätigt fand, obgleich Weismann auch für die meisten dieser Gattungen eine »Ausstülpung« der Keimsäcke angibt (s. u.)[1].

Es bleibt noch der angeblich medusoide Bau der Keimsäcke von *Sertularia pumila* zu prüfen übrig. Auch in dieser Beziehung stützt sich Weismann ausschließlich auf den Zustand der von ihm beobachteten älteren Gonangien, und findet dort vor allem die vielgenannte »Entodermlamelle«, die mit der Basis des Entodermschlauchs (Spadix W.) zusammenhängen sollte, nach außen von ihr eine Ectodermschicht (Exumbrellarepithel), nach innen zwei solche Schichten (Subumbrellarepithel, Überzug des Manubrium). — Ich kann mich hier kurz fassen. Denn jene umbrellare Entodermlamelle hat sich überall, wo sie angeblich gesehen wurde, bei den Athecata wie bei den Tecaphora, bei Medusen, Gonanthen und Keimsäcken, als Täuschung ergeben, wäre also, selbst ihre Existenz bei *Sertularia pumila* vorausgesetzt, von gar keiner Bedeutung für den medusoiden Bau der Keimsäcke. Worauf soll ferner

[1] Auch die Teile eines schon mit einer Acrocyste versehenen Gonangium von *Sertularia pumila* (Nr. 70, Taf. IX, Fig. 8) hat Weismann mehr nach allgemeinen Erwägungen als nach einer direkten Beobachtung der Entwicklung gedeutet, da er eingestandenermaßen die Entstehung der Acrocyste und somit die gleichzeitigen Vorgänge am Gonanthen und dem Keimsack nicht kannte (S. 118). Ich verzichte aber auf eine Kritik der nach meiner Ansicht irrigen Deutung, da das nach einem optischen Durchschnitt angefertigte Bild den Zusammenhang der Teile vielfach nur mehr vermuten als klar erkennen läßt.

die Deutung des Spadix und der Ectodermschichten beruhen, über deren Entstehung wir nichts erfahren und die selbst im Zusammenhange mit einem glockenkernähnlichen Innenectoderm, aber in Abwesenheit von Radialschläuchen, ebensowenig wie bei *Hydractinia*, *Clava* und *Sertularia argentea* die Lagebeziehungen der eine Glockenhöhle auskleidenden Epithelien aufweisen, also auch nicht deren Homologa sein können? —

Die von Weismann vorgebrachten Argumente für den Medusenbau der Keimsäcke von *Sertularia pumila* erweisen sich also als völlig unzureichend. Und nur unter der Voraussetzung, daß das Innenectoderm dieser Art ebenso entsteht wie dasjenige von *Sertularia argentea* — was ich für wahrscheinlich halte — bleibt für den Vergleich ihrer Keimsäcke mit Medusen der gleiche Ursprung jenes Innenectoderms und der Glockenkerne, aber ohne alle specielle Homologien übrig.

16. Diphasia fallax und D. rosacea (Taf. X).

Über die großen und schönen Gonangien dieser Sertulariden findet sich nur bei Allman einiges Wenige angemerkt (Nr. 3, S. 50, 51). Er beschreibt die Gonotheca von *Diphasia* (*Sertularia*) *rosacea* mit ihren acht Längsrippen, die am distalen Ende in ebenso viele Hörner auslaufen, und gibt ferner an, daß das Blastostyl Gonophorenknospen erzeuge und vom Rande seiner Deckenplatte Fortsätze des Ecto- und Entoderms in jene Hörner der Gonotheca entsende, während die Gonotheca über der Mitte der Deckenplatte offen sei. Die einwärts gebogenen Hörner bilden einen Brutraum für die austretenden Eier.

Ich habe die Gonangien der beiden oben genannten Arten, *Diphasia fallax* und *Diphasia rosacea* im ganzen übereinstimmend gefunden; selbst der Unterschied, daß *Diphasia fallax* an der Gonotheca nur vier Rippen und Hörner besitzt, wird dadurch vermindert, daß die Hörner bei dieser Art gelegentlich gespalten sind, also zur Achtteilung hinüberführen. Da ich aber die Entwicklung der Gonangien von *Diphasia fallax* vollständiger verfolgen konnte, halte ich mich in der folgenden Darstellung vorherrschend an diese Art.

Die jüngsten beobachteten Gonangien von *Diphasia fallax* — es waren weibliche — besaßen noch keine Hörner, waren also einfach konisch oder in Anbetracht der Längsrippen pyramidenförmig und am Scheitel völlig geschlossen (Fig. 222). Der gleichmäßig schlauchförmige

Gonanth steht von der Gonotheca größtenteils weit ab und läuft ohne scharfe Grenzen in eine breite Deckenplatte aus. Seine Wand besteht nur aus einem einfachen Ectoderm und dem von zahlreichen Eizellen durchsetzten Entoderm. Die Keimstätte dieser Eizellen ist das Entoderm des Stammes, von wo sie in die Gonanthen einwandern; sie ragen nach außen über die Fläche des Entoderms nicht vor, buchten es dagegen nach innen ein, so daß sie in tiefen Nischen desselben liegen. Daß die Spermatoblasten dieselbe Keimstätte haben wie die Eizellen, kann ich nicht bestimmt behaupten, da ich keine männlichen Stöcke besaß, sondern nur einzelne ältere männliche Gonangien untersuchen konnte, die an den weiblichen Stöcken vorkommen (s. u.). Übrigens beschränken sich die Geschlechtsunterschiede der Gonangien von *Diphasia* darauf, daß die Gonotheca der männlichen Individuen etwas kleiner und einfacher gebaut ist als diejenige der weiblichen Individuen und daß der Entodermschlauch des männlichen Gonanthen, da er nicht durch Eizellen eingebuchtet wird, gerade, röhrenförmig bleibt.

Die nächstälteren weiblichen Gonangien meiner *Diphasia*-Stöckchen hatten schon die beschriebenen Hörner mit den Fortsätzen der Deckenplatte entwickelt und auch am Gonanthen Veränderungen erfahren (Fig. 223). Sein Mittelteil, in dem sich die Eizellen angesammelt haben und ansehnlich gewachsen sind, beginnt nach der künftigen Bauchseite hin zu schwellen, wodurch zwischen ihm oder dem Keimsack und der Deckenplatte eine Einschnürung entsteht, die jedoch niemals zu einem röhrenförmigen freien Halse auswächst. Der Basalabschnitt der Gonanthen ist ein gleichmäßig weiter Schlauch mit verhältnismäßig dünner Wand, da die darin eingeschlossenen Eizellen klein bleiben (vgl. Fig. 224, 226). — Der Scheitel der Gonotheca öffnet sich allerdings ziemlich frühe aber nicht ohne weiteres in der ebenen Fläche; vielmehr wird diese Öffnung durch eine besondere Umbildung des darunter befindlichen Ectoderms eingeleitet (Fig. 228). Es verdickt sich nämlich in der Mitte zu einem vorspringenden Zapfen und rundherum zu einem ihn umgebenden Ringwall, welchen Erhebungen die Gonotheca sich anschließt. An der cuticularen Kuppe, die infolgedessen den Zapfen überzieht, löst sich alsdann die Decke auf, wodurch die erstere in einen offenen Cylinder verwandelt wird, der jedoch bis zum Austritt der Eier vom Ectodermzapfen ausgefüllt bleibt.

Am Keimsack derselben Gonanthen (Fig. 223) ist auch schon ein Innenectoderm vorhanden, das ebenso wie bei *Sertularia* als ein mehr oder weniger lockeres Füllgewebe die Eizellen allmählich vollkommen umwächst, aber in andrer Art als dort entsteht. Es entspringt weder

an einer eng umschriebenen Stelle des Keimsacks, noch zeigt es jemals, so weit ich sehe, eine Spaltung in zwei Schichten; vielmehr löst es sich gleichzeitig im ganzen Umfange des Keimsackes, bis auf einen dorsalen Längsstreifen als eine zusammenhängende Schicht vom Ectoderm ab, um dann die unbeweglich ruhenden Eizellen zu umspinnen und so vom Entoderm zu trennen (Fig. 224, 229). Eine aktive Auswanderung der Eizellen aus dem Entoderm findet dabei nicht statt; und auch später gelangen sie nur dadurch aus dem Bereich des Entoderms ganz heraus, daß die zwischen ihnen liegenden Entodermfalten wie bei *Sertularia* sich allmählich nach innen zurückziehen, und die Eizellen mit dem sie umhüllenden Füllgewebe alsdann wie eine besondere Schicht über dem unregelmäßig verbogenen Entodermschlauch liegen (Fig. 224—227).

Nach seinem ersten Erscheinen fehlt also dem Innenectoderm von *Diphasia* jede Ähnlichkeit mit einem Glockenkern, die bei dem Innenectoderm von *Sertularia* zweifellos vorhanden ist, während es nach dem ectodermalen Ursprung überhaupt und nach seinen späteren Schicksalen als Lager der Keimzellen mit dem Innenectoderm von *Sertularia* durchaus übereinstimmt. Beide verhalten sich zueinander ähnlich wie das Innenectoderm von *Cordylophora* und von *Hydractinia*.

Mit der Ablösung des einschichtigen Innenectoderms hat die Differenzierung des Ectoderms von *Diphasia* ihr Ende erreicht. Eine Tunica entwickelt sich dort nicht, wenngleich das Außenectoderm sich an vielen Stellen verdickt und stark auflockert, ähnlich wie vor der Sonderung eines Mantels. Einige spärliche Verbindungsfäden zwischen dem Außenectoderm und der Gonotheca kommen hier natürlich nicht in Betracht.

In den bisher besprochenen jüngeren Gonangien von *Diphasia* (Fig. 223) hatte eine Abschnürung des Keimsacks noch nicht begonnen, und der letztere war einfach der mittlere und Hauptabschnitt des Gonanthen geblieben. Erst in den weiter vorgeschrittenen Gonangien findet sich in der Regel eine Abschnürung des Keimsacks, doch in etwas andrer Weise als bei *Sertularia*. Der Entodermschlauch zeigt freilich dasselbe Bild wie dort, denn seine Hauptmasse schnürt sich von einer dorsalen Halsröhre und dem Basalabschnitt des Entoderms bis auf einen stielförmigen Zusammenhang ab (Fig. 225). Nach dieser Ablösung der entodermalen Halsröhre von dem Keimsackentoderm fließen in dem Zwischenraum zwischen ihnen beide Ränder des Innenectoderms, die längs derselben dorsalen Mittellinie auseinanderklaffen (Fig. 229), nunmehr zusammen, und die Halsröhre rückt ganz ins Außenectoderm

hinein, das abwärts in das einfache Ectoderm des Basalabschnitts übergeht (Fig. 225, 227). Dagegen senkt sich die Außenfläche des Außenectoderms nirgends um den Keimsack so ein, daß er als freier Anhang des übrigen Gonanthen (Halsröhre und Basalabschnitt) erschiene; die Abschnürung beschränkt sich also auf die inneren Teile des Gonanthen, so daß das Ectoderm äußerlich nach wie vor mit glatter Fläche von der Deckenplatte zum Keimsack und von diesem zum Basalabschnitt hinzieht.

Neben solchen Gonangien traf ich aber einige, deren Keimsack sich anders verhielt. Die Fig. 226 zeigt einen Gonanthen, dessen Keimsack nur von oben her auf eine gewisse Strecke von einer Halsröhre abgeschnürt war, in seiner größeren unteren Hälfte aber noch gerade so wie in den jüngeren Gonangien sich als ein einfacher Abschnitt des ursprünglichen, ununterbrochen in den Basalabschnitt übergehenden Gonanthen darstellt. Daß es sich aber dabei nicht etwa nur um den Anfang einer vollständigen Abschnürung, sondern um den definitiven Zustand des Keimsacks handelt, entnehme ich daraus, daß in diesem Gonangium der gleich zu beschreibende Austritt der Eier aus dem Keimsack bereits vorbereitet, nämlich die Deckenplatte schon durchbohrt war.

Eine solche Unterbrechung der Abschnürung wird dadurch noch wahrscheinlicher, daß die letztere bei *Diphasia* auch ganz unterbleiben kann, wie es die Fig. 224 erläutert. In diesem der Reife entgegengehenden Gonanthen ist der Keimsack noch völlig intakt im ursprünglichen Zustande erhalten geblieben, dagegen der Zusammenhang seines Entodermschlauchs mit demjenigen der Deckenplatte aufgehoben, und zwar nach Ausweis der folgenden Durchschnitte dadurch, daß das Verbindungsstück, die frühere entodermale Halsröhre, an Ort und Stelle schrumpft und schwindet. Infolgedessen wäre eine Abschnürung des Keimsacks so wie sie sonst vorkommt, nun nicht mehr möglich, und er bleibt bis zuletzt das, was er anfangs war, der ganze mittlere Abschnitt des Gonanthen zwischen Hals und Basalabschnitt.

Die zwei zuletzt beschriebenen Typen der ausgebildeten Gonanthen von *Diphasia* sind nach meiner Erfahrung zwar Ausnahmen von der regelmäßigen vollständigen Abschnürung des Entodermschlauchs, aber doch nicht gerade selten. In solchen Fällen pflegt man den geringeren Ausbildungsgrad einer Erscheinung schlechtweg als Rückbildung zu bezeichnen; es fragt sich nur, ob dies im vorliegenden Fall auf die verschiedenen Keimsäcke von *Diphasia* anwendbar ist. — Vor allem stelle ich fest, daß die drei beschriebenen Typen dieser Gonanthen, wenn

man von der Abschnürung ihres Keimsackentoderms absieht, nach Zusammensetzung, Funktion und letzten Schicksalen durchaus identisch sind, und daß daher an den halb oder gar nicht abgeschnürten Keimsäcken sich keinerlei wirkliche Rückbildung zeigt. Es handelt sich also lediglich darum, ob die drei vorliegenden Entwicklungsstufen des Keimsackentoderms: ganz ohne Abschnürung (*a*), halb abgeschnürt (*b*) und gestielt (*c*) als eine fortschreitende Reihe *a b c*, oder umgekehrt *a* und *b* als Hemmungsbildungen des früheren Zustandes *c* aufzufassen sind (*c b a*).

Solange man über die vorliegenden Tatsachen nicht hinausgeht, ist die Entscheidung jener Frage, wie eine einfache Überlegung lehrt, ziemlich gleichgültig. Denn entweder ist die Reihe eine fortschreitende (*a b c*), dann bedeuten die Ausnahmen *a* und *b* die Reste früherer Zustände und daß die Abschnürung sich erst allmählich an einem ungeteilten, nur mit einem Bruchsack versehenen Gonanthen entwickelte. Oder es besteht die rückschreitende Reihe (*c b a*) zu Recht, und dann würden die Hemmungsbildungen *a* und *b* die *c* vorausgegangenen Stadien widerspiegeln und so die Formenreihe *a b c* als die phyletisch älteste bestätigen. Es kann also kaum zweifelhaft sein, daß den heutigen *Diphasien* mit regelmäßig gestieltem Keimsackentoderm solche mit völlig ungeteilten Gonanthen vorausgingen, — wenn nicht etwa andre gewichtige Gründe dafür sprächen, daß die abgeschnürten Keimsäcke von *Diphasia* wirklich rückgebildete Medusenknospen seien.

Allman, der bisher allein etwas über *Diphasia* vorgebracht hat, hielt es ohne weitere Begründung für selbstverständlich, daß die gestielten Keimsäcke dieser Gattung wie alle Anhangsgebilde der in Gonangien befindlichen Blastostyle der Thecaphora mehr oder weniger rückgebildete Medusenknospen seien. Dabei bezeichnete er die äußere Hülle des Keimsacks, die ich schlechtweg Ectoderm oder Außenectoderm nenne, als »gubernacular membrane«, d. h. ebenso wie die Tunica in andern Gonangien (Nr. 3, S. 50, 51, 57, Textfig. 22, 24, 28), und hält sie offenbar für eine nebensächliche Bildung, da bei ihm nur die innerhalb derselben gelegene Masse »Gonophor« heißt. Nun brauche ich mich dabei nicht aufzuhalten, daß die Bestandteile dieses »Gonophors«, nämlich der Entodermschlauch und das die Eizellen umschließende ungeschichtete Innenectoderm keinen Medusenbau aufweisen, selbst nicht unter Hinzunahme der vermeintlichen Tunica oder des eigentlichen, ursprünglichen Ectoderms. Die Keimsäcke von *Diphasia* entbehren jede Spur eines Medusenbaues. Dagegen wäre über

die angebliche Knospennatur des gestielten Keimsacks doch noch etwas zu sagen.

Wie ich schon im vorigen Kapitel ausführte, ist der innerhalb der Mantelhöhle vollkommen freie gestielte Keimsack von *Sertularia argentea* in keiner Weise mit einer Knospe zu vergleichen. Und ich will hier gleich hinzufügen, daß keine der von mir untersuchten Sertulariden und Plumulariden einen irgendwie weiter entwickelten Keimsack als *Sertularia* besitzt. Was nun diese letztere Gattung lehrt, gilt für *Diphasia* in verstärktem Maße. Ihr Keimsack enthält schon vor dem Beginn der Abschnürung, also als integrierender Teil des ursprünglichen Gonanthen die ganze ihm zukommende Organisation, und kann ferner auch, sobald die Abschnürung teilweise oder ganz unterbleibt, ebenso wie ein gestielter Keimsack seine Eier zur Reife bringen und in den äußeren Brutraum übertreten lassen. Es wird also durch die Abschnürung weder seine Leistung vervollkommnet, noch seine ganze Organisation, seine morphologische Bedeutung irgendwie abgeändert: ist er als integrierender Teil des Gonanthen keine Knospe desselben, so kann er bloß durch die Abschnürung nicht in eine solche verwandelt werden.

Aber noch mehr. Die in Rede stehende Abschnürung betrifft, wie sich gezeigt hat, überhaupt nicht den ganzen ursprünglichen Keimsack, sondern nur seinen Entodermschlauch, dem sich Eizellen und Innenectoderm anschließen, während das an der Außenseite zurückbleibende Ectoderm sich in keiner Weise verändert und nach wie vor einen ungeteilten Gonanthen überzieht. Der in dieser Art abgeschnürte oder gestielte Keimsack von *Diphasia* ist also überhaupt kein frei nach außen hervortretender Anhang des Gonanthen, sondern nur eine innere Bildung desselben, die deshalb nicht einmal äußerlich einer wirklichen Knospe gleicht. Wollte man sie aber »innere Knospe« nennen, so wäre dies nur ein Versuch, eine tatsächliche Incongruenz durch eine täuschende Phrase zu verdecken. Es ergibt sich also: Der Keimsack von *Diphasia rosacea* und *Diphasia fallax* ist überhaupt kein freies Anhangsgebilde des Gonanthen und weder äußerlich noch nach der inneren Bildung jemals mit einer Knospe vergleichbar.

Nach dieser Feststellung ist jeder Zweifel daran beseitigt, daß, wie es schon ausgeführt wurde, der Keimsack von *Diphasia* ursprünglich ein integrierender Bestandteil des ungeteilten Gonanthen war, sowie er es jetzt noch ausnahmsweise ist, und daß sein gegenwärtig regelmäßiger Zustand, mit einem halbwegs oder ganz abgeschnürten

Entodermschlauch nur die ersten Stadien einer vollkommenen Abschnürung darstellt, wie sie bei *Sertularia* die Regel ist[1].

Allman hat für *Diphasia rosacea* angegeben, daß nach dem ersten Keimsack noch andre am Basalabschnitt des Gonanthen auftreten (a. a. O.). Ich habe dies kein einziges Mal, auch nicht bei *Diphasia fallax* beobachtet, womit ich aber die obige, durch überzeugende Abbildungen gestützte Angabe natürlich nicht in Abrede stellen will. Nur müßte alsdann der Basalabschnitt anders gebildet sein als ich ihn fand, nämlich mehr und größere Eizellen enthalten. An meinen Exemplaren von *Diphasia* war er nach dem Austritt der Eier aus dem einzigen Keimsack nebst dem letzteren der Auflösung anheimgefallen.

Über den Austritt der Eier in den von den Hörnern oder Armen der Gonotheca gebildeten Brutraum habe ich folgendes beobachtet. Sobald die Deckenplatte sich zurückzubilden anfängt, verschwindet zunächst das Centrum ihres Entodermschlauchs, der also ringförmig wird und in diesem Zustande sich bis zuletzt erhält (Fig. 224—226). Innerhalb dieses Ringes verlötet das Ectoderm der Deckenplatte, bzw. dessen Zapfen mit dem hügelig vorragenden Scheitel des Keimsacks; und dort sehe ich die reifen Eier durch den Entodermring und den Zapfen austreten, nachdem das Entoderm des Keimsacks sich zurückgezogen hat und das die Eier umhüllende Füllgewebe in Auflösung begriffen ist. Der Unterschied von *Diphasia* und *Sertularia* bei diesem Vorgange hängt wohl wesentlich damit zusammen, daß die Gonangien der letzteren Gattung eine Gallerte erzeugen, die vor den Eiern heraustritt und ihnen den Weg gewissermaßen eröffnet.

Schließlich erwähne ich noch eine Eigentümlichkeit der männlichen Gonangien von *Diphasia*. Schon Hincks hat an seinem Stock von *Diphasia fallax* die oberen Zweige mit weiblichen, die unteren mit männlichen Gonangien besetzt gefunden (Nr. 45, S. 251); ich habe ähnliches mit einer interessanten Variante gesehen. Das mir vorliegende Stöckchen war ein durchaus weibliches, mit nur ganz wenigen männlichen Gonangien, die verstreut, aber stets dicht unter je einem weiblichen Gonangium saßen. Der männliche Keimsack und der zugehörige Basalabschnitt enthielten im Entoderm neben den Spermatoblasten oder dem Sperma junge Eizellen, die also aus dem Stamm ohne Wahl dort eingewandert waren, weil nicht ein »Instinkt« sie zum einzig richtigen Ziel, nämlich in ein weibliches Gonangium lenkte, sondern weil ihre

[1] Nach einer Abbildung von Allman (Nr. 3, S. 53, Fig. 26) ist es nicht unmöglich, daß *Diphasia tamarisca* mehr mit *Sertularia argentea* als mit den andern Diphasien übereinstimmt.

Ortsveränderung oder wenigstens die Richtung derselben offenbar nur von mechanischen Wachstumsmomenten abhängig ist, die sie in jenen Fällen ebenso in die männlichen wie in die benachbarten weiblichen Gonangien führte.

17. Sertularella polyzonias (Taf. XI).

Der Inhalt der Gonangien dieses Polypen ist nach Weismann (Nr. 70, S. 165—168) ein röhrenförmiges Blastostyl mit der bekannten Deckenplatte, das jedoch keine Gonophoren erzeugt, sondern selbst die Keimzellen zur Reife bringt. Die letzteren, und zwar sowohl Eizellen wie Samenzellen, entstehen im Entoderm des Stammes und der Äste, wandern in derselben Körperschicht ins Blastostyl ein und bleiben innerhalb der ursprünglichen Grenzlamelle, d. h. auf deren entodermaler Seite liegen, werden jedoch durch eine neugebildete Grenzlamelle auch gegen das Entoderm abgegrenzt. In der Hodenmasse unterscheidet Weismann die kugligen Spermatoblastennester von einem zwischen ihnen befindlichen kleinzelligen Stroma, dessen Herkunft nicht erwähnt wird; im Ovarium sollen die Entodermzellen eine Art von Stroma für die Eizellen darstellen, zugleich aber zwischen den letzteren besondere Zellen vorkommen, in denen Weismann pflanzliche Parasiten vermutet.

Zur Reifezeit rückt das Ovarium an die Spitze des Gonangium, worauf die reifen Eier austreten und von einer gallertigen Masse (Acrocyste) umschlossen werden. Dieser Vorgang wiederholt sich mehrere Male.

Die Gonangien von *Sertularella polyzonias*, die den Zweigen und Ästen des Stockes ebenso ansitzen wie die Gonangien von *Sertularia*, sind anfangs nahezu kegelförmig, später durch Streckung und Anschwellung des Mittelteils spindelförmig; alsdann ist auch ihre Gonotheca durch zahlreiche quere Einschnürungen scharf geringelt.

Die männlichen Gonangien. In den jüngsten, ganz niedrig kegelförmigen Gonangien sind die Gonanthen ähnlich gebildet, liegen mit ihrer großen Deckenplatte der Gonotheca eng an, entfernen sich in ihrer unteren Hälfte sehr früh von derselben, um bloß durch zahlreiche ectodermale Stränge mit ihr in Verbindung zu bleiben (Fig. 235). Beide Körperschichten sind in der Deckenplatte dick und vacuolisiert; abwärts verdünnt sich namentlich das Ectoderm, schwillt aber am Stiel wieder unregelmäßig an.

Die merkwürdigste Erscheinung an diesen jungen Gonanthen ist eine Ausbuchtung des Entoderms auf der flach konkaven Seite der unteren, proximalen Hälfte. Sie liegt unter der glatt darüber hinziehenden Grenzlamelle, wölbt daher das Ectoderm nicht vor, sondern ist vielmehr durch eine ringförmig nach innen vorspringende Falte des Entoderms ringsum abgegrenzt und verengt deshalb an derselben Stelle den übrigen Entodermschlauch. In etwas älteren Gonanthen (Fig. 236) schnürt sie sich proximalwärts zu einem gestielten Sack ab, der in einer Nische des Entodermschlauchs ruht; von diesem Zeitpunkt ab schwindet jedoch die ganze Bildung spurlos, indem sie an dem sich streckenden Gonanthen, wie es scheint, mehr und mehr verstreicht und gewissermaßen in ihn zurücktritt. Ob sie ausnahmslos an allen Gonanthen vorkommt, ist schwer zu entscheiden, da sie dort, wo sie fehlt, entweder noch nicht entstanden oder schon verschwunden sein kann. Dagegen ist sie sicherlich keine bloße Ausnahme, da ich sie unter den relativ wenigen jungen männlichen Gonanthen, die mir zu Gesicht kamen, mehreremal antraf.

Es bedarf keiner weitern Auseinandersetzung, daß der eben beschriebene Anhang des Entodermschlauchs eine rudimentäre Wiederholung ist einerseits des Bruchsacks, den die Hydranthen von *Sertularella* genau in derselben Gestalt wie diejenigen von *Sertularia* besitzen, und anderseits des bei den Sertulariden und Plumulariden regelmäßig vorkommenden gestielten Keimsacks. Dabei kommt natürlich der gestielte Keimsack der Diphasien deshalb ganz besonders in Betracht, weil an ihm ebenso wie bei *Sertularella polyzonias* die Abschnürung nur das Entoderm betrifft. Das Neue bei *Sertularella* ist aber die vollständige Rückbildung des Keimsacks, so daß, wie es ja schon Weismann bekannt war, der Gonanth selbst zur Reifungsstätte wird. Wenn aber derselbe Beobachter hervorhebt, daß unter allen Sertulariden und Plumulariden *Sertularella* allein durch den Mangel an Gonophoren und deren Ersatz durch das Blastostyl selbst eine Ausnahme bilde (Nr. 70, S. 243), so bedarf dies jetzt einer gewissen Berichtigung. »Gonophoren« oder vielmehr gestielte Keimsäcke als Keimträger fehlen nicht nur bei *Sertularella*, sondern ausnahmsweise auch bei *Sertularia* (S. 121), häufiger bei *Diphasia* (S. 131) und ständig, wie wir sehen werden, bei *Plumularia setacea*. Dagegen kommt es nur bei *Sertularella* zu einer wirklichen und vollständigen Rückbildung des primären Keimsacks und zu seinem Ersatz durch eine Neubildung im Gonanthen, während er bei den andern Formen erhalten bleibt und nur seine Abschnürung unterbleibt, was, wie wir sahen, unter allen Umständen einen ursprünglichen Zustand bedeutet.

Durch die Rückbildung des gestielten Keimsacks von *Sertularella* wird übrigens keineswegs ein grundsätzlich neuer Zustand im Gonangium herbeigeführt, wie es geschähe, wenn der Keimsack eine wirkliche Knospe wäre und der Gonanth nun die ihm fremde Funktion der verschwundenen Knospe übernähme. Denn nachdem es sich gezeigt hat, daß der normale Keimsack der Sertulariden und Plumulariden mit allen seinen Einzelteilen schon vor der Abschnürung im Gonanthen existiert und nur einen Abschnitt desselben darstellt, ist bei allen diesen Formen der Gonanth selbst unter allen Umständen der eigentliche Keimträger, ob nun der dazu bestimmte Abschnitt, der Keimsack, sich abschnürte oder nicht, oder endlich in den geraden Schlauch des Gonanthen wieder zurücktritt wie bei *Sertularella*.

Während das Gonangium der männlichen *Sertularella* sich streckt, verändert sich sein Gonanth nur wenig und sehr allmählich (Fig. 237). Das breite distale Ende desselben zieht sich außerordentlich zusammen, so daß die definitive Deckenplatte nur einen kleinen Teil des Ganzen ausmacht; Hals, Keimsack und Basalabschnitt sind nicht scharf voneinander gesondert und bilden zuletzt insgesamt einen langen und schmächtigen geraden Schlauch, der nur in der Mitte eine mäßige Anschwellung zeigt und ziemlich genau in der Achse des sehr viel breiteren Gonangiums liegt. Seitliche strangförmige Ausläufer des Ectoderms befestigen ihn an die Gonotheca; sie ziehen in ansehnlicher Zahl ganz quer durch den freien Raum und enden an der Gonotheca in einer dünnen kontinuierlichen Zellschicht, die vielleicht mit einer Tunica vergleichbar ist. —

Das Entoderm bleibt im ganzen Schlauch ziemlich gleich dick; die runden Enden seiner Cylinderzellen schnüren sich vielfach ab und ballen sich in der Mitte der Lichtung zusammen. Der Inhalt der Zellen ist teils körnerreich, teils vacuolisiert, weshalb sie sich stellenweise nicht so deutlich abgrenzen, wie in den weiblichen Gonanthen. Doch läßt es sich leicht feststellen, daß sie bis zur ersten Anlage des Hodens nur eine einzige Lage bilden. Spermatoblasten habe ich im Entoderm solcher Gonanthen ebensowenig gesehen, wie in den Stämmen und Zweigen der Stöckchen. Sie entwickeln sich eben erst in den gesonderten Spermarien.

Die Hodenanlage tritt nicht gleich als eine kontinuierliche Zone zwischen Ecto- und Entoderm des Gonanthen auf, wie sie sich später darstellt, sondern besteht, wie ein Vergleich der Längs- und Querdurchschnitte beweist, zuerst aus getrennten Inseln, die allmählich zusammenfließen. Diese Inseln entstehen durch Abspaltung aus dem Entoderm,

indem dessen Zellen im künftigen Bereich der Insel mehrkernig werden, und ihre kernhaltigen Basalhälften durch eine Grenzlamelle von dem übrigen Epithel getrennt werden (Fig. 239, 240). Die Größe der Inseln variiert außerordentlich, von dem Umfange ganz weniger Zellen bis zu großen Scheiben; gegen das übrige Entoderm springen sie in der Regel konvex vor, erscheinen daher als Ausschnitte, ohne daß ein merkliches Wachstum des Gewebes dabei mitspielt. Die Ränder der Inseln laufen meist scharf und oft so dünn aus, daß man durchaus den Eindruck erhält, daß sie sich zwischen dem Ectoderm und dem Entodermepithel vorschieben, bis sie mit den Rändern andrer derartiger Inseln zusammenstoßen und verschmelzen.

Von etwas längerer Dauer mögen diejenigen Unterbrechungen der Hodenanlage sein, die dadurch herbeigeführt werden, daß vorher stellenweise Verschmelzungen zwischen den beiden ursprünglichen Körperschichten, dem Ectoderm und dem ungeteilten Entoderm eintraten; diese Stellen korrespondieren mit den stärkeren Befestigungssträngen des Ectoderms und zeigen nach außen vorgezogene Zipfel des Entoderms, so daß ein ursächlicher Zusammenhang zwischen den Verschmelzungen und den straff gespannten Ectodermsträngen sehr wahrscheinlich wird. Aber auch diese Unterbrechungen der Hodenanlage werden schließlich beseitigt und diese in eine kontinuierliche, röhrenförmige Schicht verwandelt.

Das Gewebe der jüngsten Hodenanlagen ist auch dasselbe, wie es aus der Abspaltung vom Entoderm hervorging: kleine vacuolisierte Zellen ohne bestimmte Form und Anordnung. Sehr bald vergrößern sich aber die Vacuolen, grenzen sich schärfer ab und verdrängen das kernhaltige Protoplasma in der Weise, daß es auf die Peripherie der Schicht und die engen Zwischenräume zwischen den zusammengedrängten Vacuolen beschränkt wird und dann ein zartes Netzwerk mit weiten Maschen darstellt (Fig. 240). Die Übereinstimmung dieser Gewebsbildung mit der Metamorphose des Innenectoderms von *Cordylophora* (S. 100) ist ganz unverkennbar. — Sobald die Inseln der Hodenanlage zu einer kontinuierlichen Zone zusammengeflossen sind (Fig. 238), entstehen in jenem Netzwerk zuerst in einzelnen Nestern, dann in zusammenhängender Masse die stark färbbaren Spermatoblasten, ohne daß ich die Einzelheiten ihrer Entwicklung näher verfolgen konnte. Da ich aber nirgends eine Einwanderung dieser Elemente aus dem anliegenden Ectoderm auch nur angedeutet sah, halte ich es für sicher, daß sie aus jenem entodermalen Netzwerk, in dem sie eingelagert sind, auch hervorgehen. Dies wird ganz wesentlich durch die Beobachtung

bestätigt, daß bisweilen junge und vereinzelte Spermatoblasten im inneren Entodermepithel, dort, wo es mit der Hodenanlage noch zusammenhängt, vorkommen (Fig. 240).

Im ganzen genommen wiederholt sich bei der Hodenbildung von *Sertularella polyzonias* genau dasselbe, was auch bei *Coryne* geschieht: in beiden Fällen löst sich zuerst eine indifferente Zellschicht vom Entoderm ab, die sich dann in ein lockeres, weitmaschiges Füllgewebe und die darin eingelagerten Spermatoblasten differenziert. Dieses Füllgewebe des Spermarium ist also auch bei *Sertularella* ein Parentoderm, das jedoch nach seiner nicht lokalisierten, sondern weit ausgebreiteten Anlage eine größere Ähnlichkeit mit dem analogen Parectoderm von *Cordylophora* zeigt.

In den halbreifen männlichen Gonangien von *Sertularella polyzonias* hat die Hodenmasse zugenommen und erscheint durch die zusammengedrängten Spermatoblasten dunkel; doch sind darin die Vacuolen noch immer als kuglige wasserhelle Bläschen sichtbar. Je nach der Masse des Sperma ist das es tragende Parentoderm umfänglicher oder spärlicher vorhanden.

Die weiblichen Gonangien. Ich habe nur zwei mittlere Entwicklungsstufen derselben mit einfachen, ungeteilten Gonanthen untersuchen können; es liegt aber kein Grund vor, anzunehmen, daß diese letzteren nicht ebenso wie die jungen männlichen Gonanthen derselben Species anfangs Rudimente eines nicht zur vollen Entwicklung kommenden gestielten Keimsacks besitzen.

Die Bildung der Ovarien beginnt viel früher als diejenige der Hoden, nämlich lange bevor die Gonanthen ausgewachsen sind. Die alsdann bereits in das Entoderm des Gonanthen eingewanderten Eizellen stammen in der Regel, wie Weismann angibt, aus dem Entoderm der Zweige und des Stammes des Stockes; daneben habe ich aber jüngste, in der Entwicklung begriffene Eizellen auch im Entoderm der Gonanthen angetroffen, so daß die Keimzone der weiblichen *Sertularella* vom Stamm bis in die Gonanthen reicht.

Die Entstehung der Eizellen aus den Entodermzellen habe ich nicht ganz mit derselben Evidenz wie bei *Corydendrium, Clava* und *Sertularia* feststellen können; immerhin gelang es mir, einige kleinste Eizellen von *Sertularella* in einer Lage anzutreffen — und zwar im Gonanthen —, die für sie einen andern als einen entodermalen Ursprung anzunehmen kaum gestattet (Fig. 232). Ich fand sie nämlich in der tieferen Hälfte je einer Epithelzelle, die in Höhe und Breite sich nicht von den benachbarten Epithelzellen unterschied und neben der Eizelle

noch einen normalen Zellkern besaß; es ist dies also genau derselbe Befund wie auf der ersten Entwicklungsstufe der Eizellen der eben genannten Hydropolypen, so daß zweifellos auch die folgenden Stufen bei *Sertularella* die entsprechenden gleichen sein werden. Anderseits liegen irgendwelche allgemeine Gründe gegen die Anerkennung eines entodermalen Ursprungs von Keimzellen gegenwärtig nicht mehr vor (S. 114), so daß man auch von der hypothetischen und ganz unwahrscheinlichen Annahme, die fraglichen Eizellen seien aus dem Ectoderm, wo sich niemals Eizellen vorfinden, in die Entodermzellen eingedrungen, völlig abzusehen hat. Deshalb muß man den beschriebenen und folglich vorläufig allen Eizellen von *Sertularella* einen entodermalen Ursprung zusprechen.

In denselben weiblichen Gonangien von *Sertularella polyzonias* (Fig. 230) war das blasig aufgetriebene Ende des Gonanthen nur mit seiner etwas vorgewölbten Mitte der Gonotheca angelagert und von dem schmächtigen Keimsack nicht scharf gesondert. Durchweg bestand der Gonanth nur aus den zwei ursprünglichen Körperschichten. Das Ectoderm enthielt überall bloß eine Zellenlage, die am Kopfende (Deckenplatte und Hals) aus Cylinderzellen bestand und abwärts in ein Plattenepithel überging, das den Keimsack und den Basalabschnitt glatt überzog. Schräge Ausläufer des Ectoderms gegen die Gonotheca hin sind vorhanden, aber keine tunicaähnliche Bildung, wie in den männlichen Gonanthen.

Das Entoderm besteht am Kopfende ebenfalls aus einer Zellenlage; im Keimsack wird es aber unregelmäßig mehrschichtig, um in der Nähe des Gonangienstiels wieder in eine einfache Zellenlage überzugehen (Fig. 233). Diese Verschiedenheit des Entoderms hängt mit der Einlagerung der Eizellen zusammen. Dicht über dem Stiel liegen die kleineren Eizellen noch im Grunde des Entoderms, von unveränderten Epithelzellen umgeben; sobald sie aber weiter aufwärts sich vergrößern und nach innen vorwölben, platten sie die sie bedeckenden Entodermzellen stark ab, während die zwischen ihnen eingekeilten Zellen ihre frühere Anordnung einbüßen, sich vermehren, übereinander schieben und vacuolisieren, wodurch sie wenigstens teilweise schon wie ein dichtes Füllgewebe die Eizellen umscheiden. Dies ist offenbar das von Weismann angegebene entodermale »Stroma« des Ovarium. Diese Umbildung des früher einfachen Entodermepithels nimmt vom Stiel bis zur Mitte des Keimsacks zu, um dann in der Halsgegend des Gonanthen wieder zu verschwinden.

Geht man nun zu älteren weiblichen Gonangien über, die schon die

definitive Größe und äußere Form erreicht haben, so findet man den Gonanthen im ganzen und namentlich in seiner Gewebsbildung merklich verändert (Fig. 231). Befand sich früher über dem Keimsack nur ein beinahe kugliges und großes Kopfende, so ist es nunmehr in eine kleine Deckenplatte und einen langen, dünnen Halsabschnitt verwandelt, der vom ovalen Keimsack ebenso deutlich gesondert ist wie dieser vom cylindrischen Basalabschnitt. Es ist also derselbe Zustand des Gonanthen hergestellt, wie wir ihn bei *Sertularia* vor der Abschnürung des Keimsacks kennen lernten. Nur ist bei *Sertularella* die Deckenplatte von der Schlußplatte der Gonotheca weit abgerückt und bloß durch ectodermale Stränge mit ihr verbunden; der ganze Gonanth erscheint ferner außerordentlich dünn gegenüber der mächtig erweiterten Gonotheca.

Das Ectoderm des früheren Kopfendes ist kleinzelliger und am ganzen Halse ebenfalls zu einem Plattenepithel geworden; andre Veränderungen sind an ihm nicht wahrzunehmen. Auch das Entoderm der Deckenplatte, des Halses und des Basalabschnittes ist nicht wesentlich verändert; insbesondere zeigt es sich im letzteren noch gerade so wie früher, nämlich über den Eizellen abgeplattet, dazwischen in den unteren Abschnitten einfach, aufwärts in der Nähe des Keimsacks in der angegebenen Weise geschichtet. Im Keimsack selbst ist aber das Entoderm vollständig in zwei ziemlich dünne Schichten getrennt. Seine ganze oberflächliche Lage ist zu einem gleichmäßig hohen Cylinderepithel zusammengerückt, das über den dicht zusammenliegenden Eizellen glatt hinzieht, in den größeren Lücken zwischen ihnen aber bis zum Ectoderm einsinkt (Fig. 234). Im ganzen Umfange der einzelnen Eizellen ist dagegen das übrige Entoderm zu einem vollständigen, mehr oder weniger lockeren Füllgewebe geworden, das von dem Cylinderepithel durch eine deutliche Grenzlamelle scharf getrennt ist. Am Ansatz des Halses hört dieses Füllgewebe einfach auf, während es beim Übergang in den Basalabschnitt des Gonanthen mit dem Cylinderepithel wieder zusammenfließt. Dies und der Umstand, daß dasselbe Füllgewebe in den jüngeren Gonanthen sich als ungesonderter Teil des Entoderms darstellt, schließen jeden Zweifel aus, daß es ein Parentoderm ist.

Es verhält sich ferner zum Parentoderm der männlichen Gonanthen von *Sertularella* gerade so wie das Innenectoderm beider Geschlechter von *Cordylophora*: in den weiblichen Gonanthen beider Gattungen entwickelt sich das neue Gewebe im engsten Anschluß an die eingewanderten Eizellen, wogegen es in den männlichen Gonanthen ganz selbständig

entsteht und sekundär zur Ursprungsstätte des Sperma wird; das Parentoderm von *Coryne* folgt aber in seiner Entwicklung in beiden Geschlechtern dem eben genannten männlichen Füllgewebe.

Bei näherer Untersuchung zeigt sich das Parentoderm der weiblichen *Sertularella*, in das die Eizellen eingebettet sind, teils netzförmig, teils in Form von kompakten Ansammlungen von Zellen, die sich häufig stärker färben und gelegentlich an jüngste Eizellen erinnern. Ferner habe ich sehr oft in der Rinde der größeren Eizellen Zellen und Kerne eingeschlossen gefunden, die natürlich nur aus dem umgebenden Gewebe stammen können und vermutlich mit den eben bezeichneten Zellen des Parentoderm identisch sind; diese sind demnach als Nährzellen zu bezeichnen. Auch Weismann fand im entodermalen Stroma von *Sertularella polyzonias* eigentümliche Zellen, die er aber aus gewissen Gründen nicht als Nährzellen anerkennen mochte und daher, allerdings unter Vorbehalt, für pflanzliche Parasiten erklärte. Mögen nun solche Parasiten auch in der Tat vorkommen, so kann dies doch nicht mehr einen Grund gegen die Annahme von Nährzellen abgeben, nachdem ich solche in ihrer Funktion beobachtet habe. — Den von Weismann beschriebenen Austritt der Eier aus dem Gonangium habe ich nicht gesehen.

In der ganzen Entwicklung der Gonanthen nimmt *Sertularella polyzonias* unter den Sertulariden zweifellos eine Ausnahmestellung ein, aber nicht nur durch die schon besprochene Rückbildung des abgeschnürten Keimsacks, die bei andern Thecaphora durch den vollkommenen Ausfall der Abschnürung ersetzt ist (S. 136), sondern auch durch den Ursprung der ganzen Gonade, der Keimzellen nebst dem sie aufnehmenden Gewebe aus dem Entoderm. Weismann hat sich freilich ähnlich ausgesprochen; seinen einzelnen Ausführungen in dieser Sache kann ich mich aber nicht anschließen.

So findet er die »Keimstätte«, den Ort der Differenzierung der beiderlei Keimzellen von *Sertularella* im Entoderm des Stammes und der Zweige, während ich dort nur Eizellen antreffe und die Spermatoblasten erst in dem bereits völlig abgesonderten Spermarium auftreten sehe, wo sie vorher ganz bestimmt fehlen. Dies ist insofern von Bedeutung, als Weismann zur Entscheidung der Frage, ob die Keimzellen von *Sertularella* an ihrer Keimstätte, wo sie zuerst sichtbar sind, auch aus dem Entoderm entstehen, zunächst auf die Untersuchung der Plumularien verweist (Nr. 70, S. 168), um dort wieder zu erklären, daß dies nur durch allgemeine Gründe entschieden werden könne (a. a. O. S. 186);

endlich erfahren wir (a. a. O. S. 236), daß die bekannte Weismannsche Hypothese von der Keimstätteverschiebung schwerwiegende Wahrscheinlichkeitsgründe dafür liefere, daß eben alle Keimzellen der Hydropolypen aus dem Ectoderm stammten. Ich brauche hier auf diesen ganzen Beweis nicht weiter einzugehen, da ich gegen alle von Hypothesen abgeleiteten Möglichkeiten oder Wahrscheinlichkeiten die Beobachtung anführen kann, daß die beiderlei Keimzellen von *Sertularella polyzonias* ebenso gewiß aus Entodermzellen hervorgehen wie die Eizellen von *Corydendrium, Clava* und *Sertularia* und alle Keimzellen von *Coryne*, abgesehen von einigen andern noch zu besprechenden Formen (*Gonothyraea, Obelia*).

Ein weiterer Umstand, auf den ich Gewicht lege, ist die Anwesenheit eines Parentoderms in den Gonanthen von *Sertularella*. Freilich hat schon Weismann das Füllgewebe (Stroma) der Gonaden von *Sertularella* gesehen, aber doch so wenig beachtet, daß er für die Spermarien nicht einmal dessen entodermale Abkunft erwähnt. Auch kann ich die Ansicht nicht teilen, daß es einfach »Entoderm« sei, so wenig wie ich anderseits das Innenectoderm andrer Hydropolypen als »Ectoderm« schlechtweg aufzufassen vermag. Sobald jedes dieser Gewebe sich von seiner Ursprungsstätte vollständig abgelöst hat, um nach besonderer Differenzierung auch neuen Funktionen zu dienen, hat es ebenso gut ein Anrecht darauf, als eine besondere, mit eigenem Namen gekennzeichnete Körperschicht zu gelten, wie etwa das in gleicher Weise entstehende und unter Umständen nicht viel weiter ausgebildete Mesoderm höherer Tiere.

Endlich muß ich hier zum Schluß noch einmal auf die Rückbildung des ursprünglichen, primären Keimsacks in den Gonanthen von *Sertularella* zurückkommen. Ich wies bereits auf den Unterschied zwischen dieser tatsächlichen Rückbildung und der bloß scheinbaren Rückbildung des gestielten Keimsacks von *Diphasia* hin (S. 136). An diese Gegenüberstellung lassen sich noch einige weitere Schlußfolgerungen anknüpfen. Wenn man in der unvollkommenen Abschnürung des Keimsacks und in ihrem vollständigen Mangel bei *Diphasia* auch eine wirkliche Hemmungsbildung erblicken wollte, so fehlte dabei doch eine Rückbildung einzelner Teile im Sinne eines Schwundes und bestände nur eine Abänderung ihres Zusammenhanges. Bei *Sertularella* verschwindet aber der primäre abgeschnürte Keimsack vollständig und der im Gonanthen neugebildete Keimsack übernimmt weder irgendwelche Teile des ersteren, noch kann er als eine Wiederholung desselben aufgefaßt werden, da er doch unter ganz andern Formbedingungen der

umliegenden Teile entsteht. Er ist vielmehr eine ganz neue sekundäre Bildung des Gonanthen; und daraus erklärt sich auch, daß dieser sekundäre Keimsack von *Sertularella* statt eines Innenectoderms, das doch in allen sonstigen und primären Keimsäcken der Thecaphora vorkommt, als bloß analoge Bildung ein Parentoderm erzeugt. Es ist dies ein unzweideutiges Beispiel für die Diskontinuität von äußerlich ähnlichen (homoiden) und nur funktionell einander völlig entsprechenden (analogen) Teilen in den Geschlechtsindividuen der Hydropolypen.

Auch scheint es mir nicht aussichtslos, die Ursachen dieser merkwürdigen Rück- und Neubildung des Keimsacks von *Sertularella* aufzudecken. Wenn ein Keimsack schon nach dem Ausweis seiner individuellen Entwicklung nur so entstanden sein kann, daß die Keimzellen durch ihre Einwanderung in den Gonanthen dessen Mittelteil zur Reifungsstätte umwandelten, so kann diese Bildung sich allmählich so fixieren, daß ihre individuelle Entwicklung schon vor der Einwanderung der Keimzellen oder ihrer Entstehung an Ort und Stelle beginnt und selbst bis zur Herstellung eines abgeschnürten Keimsacks fortschreitet, wie es gerade bei dem primären Keimsack von *Sertularella* geschieht. Wird nun jene Einwanderung oder Erzeugung der Keimzellen aus irgendeiner Ursache bedeutend verzögert, so kann dies ein sehr natürlicher Grund für eine allmähliche phyletische Rückbildung des bereits vorhandenen besonderen, d. h. abgeschnürten Keimsacks sein, worauf, wenn die Existenz der Species nicht in Frage gestellt werden sollte, notwendig der sekundäre Keimsack entstehen mußte. Und in der Tat weiß ich keine Gonanthen zu nennen, in denen die Keimzellen sich so spät einstellen wie gerade bei *Sertularella* — lange nach der Herstellung des fertigen primären Keimsacks. Daher halte ich diese Erklärung der besprochenen Rückbildung nicht bloß für möglich, sondern für wahrscheinlich.

18. Plumularia echinulata (Taf. XII).

Über die geschlechtliche Fortpflanzung dieses Hydropolypen liegen zwei nicht ganz übereinstimmende Untersuchungen vor. Nach DE VARENNE (Nr. 67, S. 635, 636) sollen die im Entoderm entstehenden Eizellen, nachdem sie aus dem Stamm des Stockes in das »Blastostyl« des Gonangium eingewandert wären, jede für sich die Entstehung eines gestielten »Gonophors« veranlassen, so daß das Blastostyl mit einer größeren Anzahl von Gonophoren besetzt sei. WEISMANN (Nr. 70, S. 179, 188)

gibt dagegen für *Plumularia echinulata* und *Plumularia halecioides* an, daß an dem mit einer Deckenplatte versehenen Blastostyl gleichzeitig nur ein bis zwei Gonophoren mit mehreren Eizellen vorkämen. Diese seien ferner unzweifelhaft von medusoidem Bau, da die Keimzellen von einer ectodermalen Hülle (Manubrium-Entoderm), einer Glockenhöhle und einer dreiblättrigen Umbrella (Subumbrellarepithel, Entodermlamelle, Exumbrellarepithel) umschlossen würden; insbesondere will Weismann den »Ursprung der Entodermlamelle vom Grunde des Spadix« unmittelbar festgestellt haben (a. a. O. S. 185).

Die von de Varenne angegebene Keimstätte wird von Weismann bestätigt; im Gonophor durchbrächen die Keimzellen die Grenzlamelle und lägen folglich im Ectoderm. Ein Teil der Eizellen verwandelt sich in Nährzellen, die allmählich schwinden. Die Embryonalentwicklung verlaufe noch im Gonangium; die Deckenplatte werde zuletzt trichterförmig eingezogen und bräche dann durch. — Die männlichen Gonangien verhielten sich wesentlich ebenso wie die weiblichen. Einmal fand Weismann an Stelle eines normalen Gonangium mit Blastostyl und Gonophor bloß ein von dünnem Perisark umschlossenes Gonophor (a. a. O. S. 181).

Die männlichen und weiblichen Gonangien von *Plumularia echinulata* habe ich, ebenso wie Hincks es von *Plumularia catharina* angibt (Nr. 45, S. 301), am selben Stöckchen vereinigt gesehen: entweder entspringen männliche und weibliche Stämme aus derselben Hydrorhiza, oder die beiderlei Gonangien sitzen an demselben Stamm. Die jüngsten Gonangien sind unregelmäßig kreiselförmig (Fig. 249), werden aber später oval, und ihre Gonotheca entwickelt mehrere Längskanten und am distalen Ende und etwas darunter hohle Dornen, die von soliden Ectodermzapfen der Deckenplatte ausgefüllt werden (Fig. 252, 253). Die männlichen Gonangien bilden jedoch nur wenige kurze oder gar keine Dornen (Fig. 256).

Weibliche Gonangien. Die im Entoderm des Stammes entstehenden Eizellen wandern schon sehr früh in die Gonangien ein und halten sich dabei an die etwas eingebuchtete Seite des Gonanthen, wo später der Keimsack hervortritt, d. h. an die künftige Bauchseite (Fig. 249). Dort liegen sie in Einbuchtungen des Entoderms, überdeckt von dem glatt darüberziehenden Ectoderm. Zwischen diesem und den Eizellen ist allerdings meist die ursprüngliche Grenzlamelle zu sehen, daneben aber auch häufig eine solche zwischen den Eizellen und dem Entoderm; daraus ergibt sich die Schwierigkeit, den Übertritt dieser

Elemente aus dem Entoderm in das Ectoderm nur nach ihren Lagebeziehungen zu einer Grenzlamelle zu bestimmen. Dies hat übrigens deshalb nichts zu sagen, weil die spätere Lage der Eizellen innerhalb des Ectoderms auf ganz anderm Wege erreicht wird.

Bald nach der Einwanderung der Eizellen in den Gonanthen beginnen Veränderungen an demselben (Fig. 250, 251). Sein Kopfende, woraus später Deckenplatte und Hals hervorgehen, setzt sich durch eine Einschnürung vom übrigen Körper ab, der sich wie bei den Sertulariden in den die Eizellen enthaltenden Keimsack und den Basalabschnitt sondert. Im Umfange dieser beiden Abschnitte zieht sich der Gonanth von der Gonotheca weit zurück, während die Deckenplatte mit ihr noch lange verbunden bleibt. — Schon vor dem Beginn jener Sonderungen war das Ectoderm, soweit es die Ansammlung der Eizellen überdeckt, durch lebhafte Zellvermehrung unregelmäßig mehrschichtig geworden (Fig. 249), woraus sich in der Folge drei regelmäßige und deutlich getrennte Schichten entwickeln (Fig. 250, 251). Die darunter liegenden Eizellen sind unterdessen aus ihren Entodermnischen hervorgetreten, teils infolge ihrer Vergrößerung, teils weil das Entoderm sich in der Halseinschnürung zusammenzieht und im Zusammenhang damit sich zwischen den Eizellen zurückzieht. Die drei aneinandergepreßten Ectodermschichten liegen alsdann wie eine flache Kappe über den Eizellen. Trotz dieser äußeren Vorwölbung des Keimsacks ist aber eine Abschnürung desselben auch auf den nächsten Entwicklungsstufen, während der weiteren Ausbildung seiner drei Ectodermschichten noch nicht zu sehen.

Fig. 251 zeigt uns den Mediandurchschnitt eines solchen weiter entwickelten Gonangium. Seine anfangs etwas konvexe Scheitelfläche hat sich zuerst abgeflacht und dann sogar eingesenkt; das Kopfende des Gonanthen ist außerordentlich gewachsen, der Keimsack noch wenig verändert. Doch sind bereits Fortsetzungen seiner innersten Ectodermschicht zwischen die Eizellen und zwischen diese und das Entoderm eingedrungen und umscheiden sie alsbald vollständig, so daß sie dadurch vollständig in ein ectodermales Gewebe eingeschlossen werden und nicht etwa bloß zwischen Grenzlamelle und eine Ectodermschicht zu liegen kommen. Dieses die Eizellen umspinnende und über die Grenzen des Keimsacks nicht hinausgehende Füllgewebe ist natürlich ein Innenectoderm, wie wir es bei *Diphasia* kennen lernten, und eben dadurch von demjenigen der *Sertularia* verschieden, daß es weder an einer beschränkten Stelle noch zweischichtig, sondern gleich anfangs im ganzen Umfange des Keimsacks und einschichtig auftritt.

Die mittlere Ectodermschicht behält die Form eines etwas unregel-

mäßigen Plattenepithels und schließt sich dem Innenectoderm, obgleich sie von ihm stellenweise weit absteht, insofern an, als sie auf den Umfang des Keimsacks beschränkt bleibt und bei dessen Abschnürung ihn bis zum Stiel überzieht (Fig. 253). Da sie aber von diesem Stiel aus sich in das einfache Ectoderm des Halses und des Basalabschnitts umschlägt, kann sie ebenso wie die entsprechende Schicht bei *Sertularia* nur als eine auf den Keimsack übergehende Fortsetzung des allgemeinen Ectoderms des Gonanthen aufgefaßt werden, die am Keimsack ein Außenectoderm ist. Die dritte und äußerste Ectodermschicht endlich erweist sich sehr bald als eine Tunica in demselben Sinne wie bei *Sertularia*; denn ebenso wie dort hält sie sich nicht an den Umfang des Keimsacks, sondern geht weit über seine Grenzen hinaus, oben bis an die Deckenplatte, dann bis an die Seiten der Halsröhre (Fig. 252) und des Basalabschnitts bis weit unter den Stiel des Keimsacks. Wenn sie also auch den letzteren überdeckt, so gehört sie doch nicht zu dessen Teilen, sondern zum ganzen Gonanthen (Blastostyl aut.); ich habe daher den Namen »gemeinsame Gonophorenhülle«, womit Weismann die Tunica von *Plumularia echinulata* gelegentlich bezeichnet (Nr. 70, Taf. IX Fig. 3, Taf. XXIV Fig. 12), vermieden.

Die verhältnismäßig spät beginnende Abschnürung des Keimsacks geht bei *Plumularia echinulata* so vor sich wie bei *Sertularia*; der Stiel sitzt ungefähr in der Mitte der dorsalen Seite des Keimsacks. Sein Entodermschlauch hat sich bei dem allgemeinen Wachstum ansehnlich erweitert und dringt mit breiten Falten zwischen die Eizellen vor (Fig. 253); Innenectoderm und das deckende Außenectoderm verhalten sich wie vorher.

Was nun die morphologische Bedeutung eines solchen gestielten Keimsacks betrifft, so kann ich ihn weder nach seiner Entstehung als »blindsackartige Ausstülpung« im Sinne einer Knospe bezeichnen, noch einen medusoiden Bau an ihm entdecken. Den grundsätzlichen Unterschied zwischen einer Knospe und der Abschnürung eines ursprünglichen Abschnitts des Gonanthen habe ich schon bei der Beschreibung der Sertulariden hervorgehoben, und bei *Plumularia echinulata* liegen die Verhältnisse im ganzen ebenso. Alle definitiven Teile des Keimsacks sind auch dort fertig gebildet, bevor sich nur das Bild einer Ausstülpung, geschweige eines gestielten Anhangs zeigt; sie sind also nicht Erzeugnisse einer Knospe, sondern gehören dem ungeteilten Gonanthen an, so daß die angebliche Knospung sich nur als ein Teilungsprozeß darstellt. Dies wird noch deutlicher durch den Umstand, daß auch bei unsrer *Plumularia* die Hydranthen die von *Sertularia* her bekannte

einseitige Ausbuchtung zeigen[1], die dem »ausgestülpten« Keimsack zweifellos homolog ist und natürlich nur von den primären Hydranthen auf die sekundär abgeänderten Hydranthen, d. h. die polypoiden Gonanthen (Blastostyle aut.) vererbt sein kann und nicht umgekehrt. Der Keimsack von *Plumularia echinulata* ist also keine durch Knospung entstandene Neubildung, sondern nur ein durch Abschnürung sich sonderndes polypoides Organ des Gonanthen.

Dadurch ist natürlich auch schon entschieden, daß der Keimsack von *Plumularia echinulata* nicht medusoiden Ursprungs ist. Er besitzt aber auch keine Merkmale eines medusoiden Baues. Weismann erblickt einen solchen in den vier Blättern der Gonophorenhülle, ausschließlich der »gemeinsamen Gonophorenhülle« oder der Tunica (s. o.). Nach meinen Befunden beruht dies jedoch auf einem Irrtum, da sich an den weiblichen Keimsäcken von *Plumularia echinulata* außer der Tunica nur zwei ectodermale Schichten, Innenectoderm und Außenectoderm, befinden, und an den männlichen Keimsäcken, an denen gerade Weismann den medusoiden Bau zuerst erkannt haben will, sogar nur eine einzige Schicht (s. u.). Nun soll sich zwar jene Vierschichtung und ferner der Zusammenhang der darin befindlichen Entodermlamelle mit dem »Spadix« (Entodermschlauch) bei *Plumularia halecioides* besonders deutlich zeigen, von welcher Art mir ein Gonangium nicht zur Verfügung stand; dagegen finden meine Angaben eine Bestätigung durch die Befunde an zwei andern Plumularien, *Pl. frutescens* und *Pl. setacea*, ferner an drei Arten von *Aglaophenia*, einer *Antennularia* (s. u.) und endlich an den schon beschriebenen Sertulariden und andern Thecaphora, die meist nur eine Ectodermschicht des Keimsacks besitzen. Vielleicht wurde Weismann dadurch getäuscht, daß bisweilen eine von jenen Ectodermschichten des Keimsacks sich an einer einzelnen Stelle durch Spaltung verdoppelt; solche Unregelmäßigkeiten sind aber um so weniger von Bedeutung, als sie ebenfalls an der Tunica anzutreffen sind, wo sie doch zweifellos belanglose Zufälligkeiten darstellen.

Im übrigen kann ich hier nur wiederholen, was in den vorausgehenden Abschnitten schon öfter ausgesprochen wurde: Weismann versucht den Medusenbau der Keimsäcke wie in allen übrigen Fällen so auch für *Plumularia* durch Merkmale zu beweisen, die, selbst ihre Existenz vorausgesetzt, bei keiner einzigen, von Hydropolypen erzeugten echten

[1] Die Ausbuchtung wechselt allerdings an den Hydranthen von *Plumularia* in ziemlich weiten Grenzen; bei *Pl. halecioides* ist sie aber nicht selten bis zur Form eines vollkommenen Bruchsacks ausgebildet (Fig. 258).

Meduse vorkommen. Zwei konzentrische Ectodermschichten, die eine ebensolche primäre Entodermlamelle zwischen sich fassen, sind freilich oft genug als die maßgebende Grundlage einer wirklichen Medusenglocke angenommen und verkündet worden; nachdem sich dies aber als Irrtum herausgestellt hat, sind eben auch alle daraus abgeleiteten Folgerungen nichtig. Dies wird noch dadurch vervollständigt, daß bei *Plumularia echinulata* eine Entodermlamelle wie bei allen von mir untersuchten Gonanthen (Athecata) und Keimsäcken (Thecaphora) überhaupt fehlt, und daß das Innenectoderm nicht einmal aus einer auf den Scheitel des Keimsacks begrenzten und zweischichtigen Anlage hervorgeht, wie das wenigstens in dieser Beziehung glockenkernähnliche Innenectoderm von *Sertularia*, sondern als einheitliche, die ganze Oberfläche des Keimsacks bedeckende Schicht entsteht und dies dauernd bleibt. Denn dadurch entfällt die Möglichkeit, Vertreter der zwei Schichten des Glockenkerns (Subumbrellarepithel, Überzug des Manubrium) herauszufinden. Es ist also in den Keimsäcken von *Plumularia echinulata* nicht einmal eine äußerliche Ähnlichkeit mit einzelnen Medusenteilen vorhanden.

Zum Schluß wären hier noch die letzten Veränderungen an den weiblichen Gonanthen von *Plumularia echinulata* zu besprechen. Während der Abschnürung des Keimsacks zieht sich die Deckenplatte, die den Hörnern der Gonotheca ansehnliche Fortsätze zusendet, sehr stark zusammen und löst sich vom eingesenkten Scheitel der Gonotheca ab, so daß sie zuletzt nur von jenen Fortsätzen in ihrer Lage gehalten wird (vgl. *Sertularella*, S. 141). Dann atrophiert sie ebenso wie die Halsröhre und der obere Teil des Basalabschnitts des Gonanthen (Fig. 254). Einen zweiten Keimsack habe ich an den weiblichen Gonanthen nur sehr selten gesehen.

Sobald die Eizellen der Reife entgegengehen, beginnt auch im Keimsack eine Atrophie seiner ectodermalen und entodermalen Teile. In der Rinde der Eizellen finden sich schon vorher Nährzellen, die nach ihrer geringen Größe zu urteilen nur vom Füllgewebe herrühren können. Sobald die Eier reif geworden sind und die Embryonalentwicklung anfängt, sind sie von einer festen Cuticula ganz umschlossen und mehr oder weniger in einer Reihe übereinander angeordnet[1]. Dann sind alle Teile des Gonanthen, auch die Tunica, bis auf kümmerliche Reste reduciert, mit Ausnahme der unteren Hälfte des Basalabschnitts; aber

[1] Vielleicht hat dieses Bild die Darstellung DE VARENNES von den zahlreichen, nur je ein Ei enthaltenden Gonophoren veranlaßt, falls er überhaupt die echte *Plumularia echinulata* vor sich hatte.

auch diese macht in der Regel, selbst wenn sie einige winzige Eizellen enthält, den Eindruck eines atrophierenden Teils.

Männliche Gonangien. In ihnen beginnt die Abschnürung des Keimsacks früher als in den weiblichen Gonangien (Fig. 255). Die Spermatoblasten sind alsdann in schwacher Schicht über den Bruchsack des Entoderms ausgebreitet, aber auch noch außerhalb dieses Bruchsacks im Entoderm anzutreffen, so daß ihre Einwanderung in den Keimsack wahrscheinlich noch länger andauert. Das Ectoderm des Keimsacks ist einfach; ob es aber die Elemente eines Innenectoderms und eines Außenectoderms in sich vereinigt, oder ob das letztere mit der Tunica verbunden ist, läßt sich an den vorliegenden Gonangien von *Plumularia echinulata* nicht entscheiden. Nur das Verhalten der übrigen Plumulariden (*Plumularia setacea, Aglaophenia, Antennularia*) spricht für die zweite Deutung, so daß die männlichen Keimsäcke von *Plumularia echinulata* nur ein Innenectoderm und kein Außenectoderm besäßen. Fortsetzungen dieses Innenectoderms in die Hodenanlage habe ich nicht beobachtet; vielleicht sind sie aber doch vorhanden und nur durch das Sperma verdeckt, wie ich es bei *Halecium* u. a. feststellen konnte. — Der Entodermschlauch der männlichen Keimsäcke gabelt sich sehr bald an seiner Spitze (Fig. 256).

An den jüngeren männlichen Keimsäcken konnte ich die für die weiblichen Keimsäcke angegebene Tatsache bestätigen, daß die gesonderte Hodenanlage, Innenectoderm und Tunica (mit Außenectoderm) vollendet waren, bevor die Ausbuchtung des Entoderms und die Abschnürung des ganzen Keimsacks beginnt. — Nach allem lassen die männlichen Keimsäcke von *Plumularia echinulata* noch bestimmter als die weiblichen jede Medusenähnlichkeit vermissen. Dagegen ist die Entwicklung von zwei bis drei Keimsäcken an einem Gonanthen bei den männlichen Individuen, wie mir scheint, die Regel; jeder neue Keimsack entspringt unterhalb der älteren.

19. Plumularia frutescens (Taf. XII).

Die wenigen weiblichen Gonangien dieser Art, die ich habe untersuchen können, zeigen einige Abweichungen von den Gonangien der *Plumularia echinulata* (Fig. 257). Sie entbehren die Hörner der Gonotheca und diese scheint an ihrem Scheitel eine Art von Deckel zu bilden (vgl. *Antennularia*). Die Deckenplatte war schon atrophiert und dem Deckel angelagert; die Halsröhre des Gonanthen war nur noch als Strang zu sehen. Der Stiel des abgeschnürten Keimsacks saß sehr tief über dem

kurzen Basalabschnitt, an dem ich niemals einen zweiten Keimsack antraf. — Mit der Größe der ganzen Gonangien wechselt auch die Zahl der in ihnen enthaltenen Eizellen, die, wie in dem hier abgebildeten Individuum, bis auf zwei sinken kann.

Das Innenectoderm umwächst die Eizellen und ist stellenweise gespalten; das durch eine Grenzlamelle von ihm getrennte Außenectoderm ist aber an der Spitze viel dicker als bei *Plumularia echinulata*, was sich daraus versteht, daß es an seiner Oberfläche wie die Keimsäcke von *Sertularia* Gallertschichten absondert, die die von einer Tunica überdeckte Mantelhöhle füllen. Jene verdickte Partie des Ectoderms entspricht also der Scheitelplatte von *Sertularia*.

20. Plumularia setacea (Taf. XI).

Diese Art unterscheidet sich in der Entwicklung ihrer Gonangien sehr auffallend von den bisher besprochenen Plumularien, indem der Keimsack ihrer Gonanthen sich überhaupt nicht abschnürt. Dadurch schließt sich *Plumularia setacea* an die von Hamann beschriebene *Plumularia fragilis* n. sp. (?) an, deren Gonangien ebenfalls nur einen einfachen Schlauch enthalten sollen (Nr. 36, S. 30). Die aus dem Entoderm des Stammes eingewanderten Eizellen von *Plumularia fragilis* liegen nach Hamann anfangs zwischen beiden Körperschichten, sollen aber allmählich vom Entoderm ganz umwachsen werden.

Die weiblichen Gonangien von *Plumularia setacea* — männliche Gonangien dieser Species standen mir nicht zur Verfügung — sind durchweg abgeplattet, die jüngsten zuerst birnförmig, dann dreieckig mit einer Furche längs des terminalen Randes, die ältesten spindelförmig mit flaschenhalsartig vorgezogenem Vorderende.

Die Eizellen wandern aus dem Entoderm des Stammes ein und liegen anfangs genau so wie bei *Plumularia echinulata* in Nischen des Entodermepithels, so daß das Ectoderm glatt über sie hinwegzieht (Fig. 241). Sehr bald wölben sie sich aber nach außen gegen das Ectoderm vor und gelangen, indem die Nischen des Entoderms sich ausgleichen, ganz in den Bereich des Ectoderms (Fig. 242). Daß dabei die ursprüngliche Grenzlamelle über den Eizellen verschwindet und dann unter ihnen sich wieder neu bildet, ist wahrscheinlich, aber für die Lagebeziehungen der so weit vorgerückten Eizellen ganz unerheblich; denn sie werden nicht nur sofort allseitig von einem lockeren Ectodermgewebe umsponnen, sondern diese tiefere Ectodermschicht trennt sich beinahe gleichzeitig durch Vermittlung einer besonderen Grenzlamelle

vom übrigen Ectoderm scharf ab (Fig. 243, 244). Mit andern Worten: die Eizellen werden, sobald sie aus dem Entoderm in das Ectoderm übergetreten sind, in ein wohlabgegrenztes Innenectoderm aufgenommen, das jedoch wie bei *Diphasia* nur aus einem ungeschichteten Füllgewebe besteht. Die frühzeitige Abspaltung dieses Innenectoderms läßt es verstehen, daß HAMANN offenbar dasselbe Gewebe für eine entodermale Bildung hält. Es gehört übrigens zu den umfänglichsten Geweben seiner Art und zeigt den Charakter des Füllgewebes besonders deutlich.

Das Ectoderm ist schon in den jüngsten Gonanthen vacuolisiert; dies führt später zur Verwandlung der ganzen Schicht, sowohl dort, wo sie das Entoderm allein überdeckt, als auch am Keimsack, wo sie als »Außenectoderm« erscheint, in eine Art von Füllgewebe. Und zwar verläuft diese Metamorphose wie am Innenectoderm von *Cordylophora* und am Parentoderm der männlichen Gonanthen von *Sertularella* (Fig. 241—246). Durch die größeren Vacuolen, die in einzelnen Zellen entstehen, wird deren kernhaltiges Protoplasma in eine dünne wandständige Schicht verwandelt; solche Schichten verschmelzen, wo sie zusammenstoßen, zu dünnen Platten, die teils ein wabenförmiges Fachwerk um die Vacuolen bilden, teils durch mannigfache Durchbrüche sich in Stränge verwandeln und gleichzeitig die Vacuolen zu einer kontinuierlichen Intercellularsubstanz zusammenfließen lassen. An der Deckenplatte der Gonanthen von *Plumularia setacea* erhält sich mehr die erste Vacuolenbildung und ein immerhin epithelartiges Verhalten des Ectoderms; weiter abwärts nimmt aber die beschriebene Auflösung des ursprünglichen epithelialen Zellverbandes zu, die Scheidewände und Stränge nehmen an Zahl ab, und es entsteht ein außerordentlich weitmaschiges Zellennetz, worin anscheinend nur an wenigen Stellen nicht vacuolisierte ursprüngliche Zellen zu dickeren Platten zusammengebacken sind.

Ich bemerke hier gleich, daß diese selbe Neubildung eines Füllgewebes am Ectoderm, Außenectoderm und der Tunica von *Sertularella*, aller Plumulariden (*Plumularia*, *Aglaophenia*, *Antennularia*) und von *Halecium* sich wiederholt und daß das Innenectoderm, wo es zuerst in kompakter Masse auftritt, wesentlich in derselben Weise sich in ein lockeres Füllgewebe verwandelt. Denn wenn diese Metamorphose z. B. bei *Cordylophora* so verläuft, daß eine periphere Vacuolisierung der Zellen in deren Centrum die beschriebenen sternförmigen, kernhaltigen Protoplasmakörper herstellt, aus denen nach dem Schwunde der früheren Zellgrenzen und dem Zusammenfluß der Vacuolen zu einer Intercellularsubstanz das definitive Zellennetz entsteht, so ist dies nur eine formale

Abänderung der für *Plumularia setacea* angegebenen Umbildung des Ectoderms. Das wesentliche bleibt überall dasselbe: das netzförmige Füllgewebe entsteht überall, sei es im Epithel selbst oder in einem davon abgesonderten Binnengewebe, nach Auflösung und Verschmelzung der vacuolisierten ursprünglichen Zellen so, daß ihre Vacuolen direkt in die Intercellularsubstanz, die kernhaltigen Protoplasmamassen in das neuentstehende Zellennetz übergehen.

Die Sonderung der einzelnen Regionen in den Gonanthen von *Plumularia setacea*, nämlich der Deckenplatte, des Halses und des Keimsacks, beginnt erst relativ spät. In den Gonanthen mit dreieckigem Umriß ist nur das distale Ende des Entodermschlauchs als breite Platte von seinem Hauptteil abgesetzt, während das Außenectoderm noch dem ganzen Umfange der Gonotheca eng anliegt, also keinerlei Einteilung zeigt (Fig. 243). Erst viel später schnürt es sich in der Halsgegend so ein, daß man Deckenplatte, Hals und Keimsack unterscheiden kann; ein Basalabschnitt des Gonanthen kommt eigentlich gar nicht zur Sonderung, indem an den tief hinabreichenden Keimsack sich unmittelbar ein strangförmiger Stiel anschließt (Fig. 245).

Während dieser Ausbildung der Regionen zieht sich das Ectoderm nur auf der etwas flacheren Rückenseite von der Gonotheca zurück, bleibt aber auf der gegenüberliegenden Seite mit ihr größtenteils verbunden. Trotzdem tritt auch dort die Halseinschnürung sehr deutlich hervor, indem das Ectoderm sich neben der Deckenplatte und dem Halse in zwei Schichten spaltet, von denen nur die äußere an der Gonotheca haften bleibt, die innere aber der Einschnürung des Entodermschlauchs folgt. Diese Innenschicht ist früh angelegt und daran zu erkennen, daß sie im Grunde des sich auflockernden Ectoderms das ursprüngliche feste Epithelgefüge behält (Fig. 243). Sobald dann die Spaltung eintritt, überzieht jene Innenschicht die Deckenplatte und den Hals mit einer dünnen, die Oberseite des Keimsacks jedoch mit einer dicken Epitheldecke, welche letztere sich später als eine ebensolche gallertbildende Scheitelplatte erweist, wie wir sie bei *Plumularia frutescens* und bei *Sertularia* kennen lernten. Die Deutung der von ihr abgespaltenen Außenschicht als Tunica und der zwischen ihnen liegenden Höhlung als Mantelhöhle ergibt sich dann von selbst. Sobald sich in der Folge der verschmächtigte Hals wie bei *Sertularia* dorsalwärts verschiebt, breitet sich die Mantelhöhle natürlich ebenfalls bis an die Rückenseite aus.

Trotz der hervorgehobenen einzelnen Ähnlichkeiten mit den

Gonanthen andrer Plumularien und der Sertulariden zeichnen sich diejenigen von *Plumularia setacea* durch mehrere Eigentümlichkeiten aus, vor allem dadurch, daß der Keimsack sich niemals vom übrigen Gonanthen abschnürt. Allerdings wölbt er sich ebenfalls an der Bauchseite stark vor; dies ist aber nur die Folge davon, daß der Hals, wie schon bemerkt, sich dorsalwärts verschiebt, was jedoch mit einer Abschnürung des Keimsacks von einer dorsalen Fortsetzung der Halsröhre in gar keinem Zusammenhange steht. Ein Blick auf einen solchen älteren Gonanthen macht dies sofort klar. Die Eizellen rücken nämlich niemals wie bei *Sertularia, Plumularia echinulata* u. a. von der Rückenseite fort, so daß der Entodermschlauch gerade unter den Hals zu liegen käme; vielmehr umgeben sie ihn allseitig so, daß er stets eine axiale Lage im Keimsack einnimmt und von dem Ovarium wie von einem dicken cylindrischen Mantel umschlossen wird (Fig. 244, 245). Dadurch ist von vornherein jede Möglichkeit ausgeschlossen, daß ein Teil des Entodermschlauchs als »Halsröhre« sich von dem übrigen Keimsack abschnüren könnte. Dagegen muß der Entodermschlauch am oberen Ende des Keimsacks eine auffallende Biegung ausführen, um aus seinem axialen Verlauf in den dorsal verlagerten Hals einzutreten (Fig. 246).

Ein weiterer Unterschied von *Sertularia* zeigt sich in der Gallertbildung der Gonanthen von *Plumularia setacea.* Sobald die Eizellen sich der Reife nähern, beginnt eine deutliche Atrophie der Deckenplatte und des Halses, indem die erstere zu einer dünnen Verschlußmembran, der Hals zu einem dorsal an die Gonotheca angehefteten dünnen Strange wird (Fig. 247). Gleichzeitig beginnt das distale Ende der Gonotheca sich flaschenhalsähnlich auszuziehen, und über der Scheitelplatte treten die ersten Spuren der geschichteten Gallerte auf. Die Scheitelplatte erhebt sich darauf zu einem hohlen Zapfen, in den sich das zunächst liegende Ei einzwängt, während das Ende der Gonotheca nebst der Deckenplatte aufbricht und die Gallerte nach außen hervortritt. Dies alles führt aber doch zu einem ganz andern Ende als bei *Sertularia.*

Unter vielen Gonangien dieses Stadiums mit reifen Eiern habe ich nur ein einziges angetroffen, an dem die ausgetretene Gallerte ein unregelmäßiges Klümpchen bildete, in dem ein Ei eingebettet war, während die übrigen noch unreifen Eier in dem größtenteils schon aufgelösten Keimsack lagen. Ich halte dies für eine Mißbildung. In der Regel bildet aber die Gallerte statt einer Acrocyste einen sehr langen, spitz auslaufenden Faden, und die Eier bleiben im Gonangium zurück, um dort ihre Embryonalentwicklung durchzumachen (Fig. 247, 248).

Ich konnte ferner feststellen, daß die Reifungserscheinungen der Eier gleich nach der Bildung des Gallertfadens auftreten, und daß ziemlich gleichzeitig die zapfenförmige Ausstülpung der Scheitelplatte sich zu einer dünnen Membran verdünnt. Bald darauf wird der Gallertfaden abgestoßen. Es scheint also sicher, daß der letztere nur während der Befruchtungszeit funktioniert; und da dürfte wohl die Ansicht berechtigt sein, daß er dazu dient, durch seine Quellung das im Wasser befindliche Sperma anzuziehen und so den reifen Eiern zuzuführen. Wenn aber diese Hypothese stichhaltig erscheint, so könnte sie auch auf die eigentlichen Acrocysten der Sertulariden ausgedehnt werden, deren Deutung als ausschließlicher Schutzvorrichtungen angesichts der vielen nackt im Wasser sich entwickelnden Hydroidencier doch fraglich ist.

Zur Zeit der Eireife beginnt auch die Atrophie der sämtlichen Gewebe des Keimsacks: sie ziehen sich zusammen, lösen sich auf und verschwinden, so daß die jungen Embryonen zuletzt in der leeren und offenen Gonothecakapsel ganz frei liegen und nach der Entwicklung eines Wimperkleides ausschwärmen können.

Der wichtigste Punkt in der Entwicklungsgeschichte der Gonangien von *Plumularia setacea* ist natürlich die vollständige Abwesenheit eines abgeschnürten Keimsacks an allen Gonanthen. Was bei *Diphasia* ausnahmsweise vorkommt, ist bei *Plumularia setacea* die Regel, ohne daß mir Ausnahmen davon vorgekommen wären; es kann folglich die ganze Art zum Vergleich mit andern Arten dienen.

Betrachten wir zunächst den Keimsack von *Plumularia setacea* für sich allein, so kann die Frage nach seiner etwaigen Ähnlichkeit mit Medusenknospen sehr kurz erledigt werden. Da er dauernd ein integrierender Abschnitt des ungeteilten polypoiden Gonanthen bleibt, so kann er weder als Knospe überhaupt, noch gar als eine modifizierte Medusenknospe aufgefaßt werden, abgesehen davon, daß von einzelnen medusoiden Teilen an ihm ebenso wenig zu sehen ist als bei andern Plumulariden und Sertulariden.

Vergleicht man nun die Gonanthen von *Plumularia setacea* mit denen der anderen Plumulariden und der Sertulariden, so kommt man zu denselben Ergebnissen wie bei der Untersuchung der verschiedenen Gonanthen von *Diphasia* (S. 131ff.). Ist es einmal festgestellt, daß die Keimsäcke der Gonanthen in diesen beiden Familien mit Knospen und mit einem medusoiden Bau nichts zu tun haben, so können sie einfach nach ihren tatsächlichen Zuständen, so wie sie sich uns in der indivi-

duellen Entwicklung darstellen, beurteilt werden. Nun haben sie sich überall als ursprünglich integrierende Teile der polypoiden Gonanthen erwiesen — weitere Bestätigungen bringen die nächsten Kapitel —, die sich im Verlauf der Stammesgeschichte allmählich vom Gonanthenstamm abzuschnüren begannen, so zwar, daß uns in den verschiedenen Arten ganz verschiedene Stufen dieses Prozesses unmittelbar vorliegen (a. a. O.). Der Ausgangspunkt dieser Reihe, nämlich der völlig ungeteilte Gonanth, begegnete uns allerdings bisher nur ausnahmsweise bei *Diphasia*, so daß man zunächst daran denken konnte, daß diese Ausnahmen unregelmäßige Rückbildungsprodukte und daher für eine stammesgeschichtliche Konstruktion nicht maßgebend seien. Bei *Plumularia setacea* zeigt sich nun aber jene Ausnahme als unbeschränkte Regel, so daß es ganz willkürlich wäre, hier von Rückbildung der Abschnürung zu reden. Dies wird noch ganz wesentlich durch die Befunde bei *Sertularella polyzonias* (S. 136, 137) bestätigt.

Bei *Sertularella* liegt nämlich die einzige Rückbildung eines Keimsacks vor, deren Existenz keine hypothetische, sondern eine unmittelbar greifbare, reale ist: die individuelle Entwicklung des Gonanthen zeigt uns dort den Keimsack in der ersten Anlage als Ausbuchtung, dann richtig abgeschnürt und zuletzt seinen vollständigen Schwund. Von einer bloßen Unterdrückung der Abschnürung ist dabei gar nichts zu sehen; um so weniger liegt also eine Veranlassung vor, eine solche regressive Metamorphose bei *Plumularia setacea* anzunehmen, nachdem es sich als evidente Tatsache herausgestellt hat, daß dieser Zustand eines völlig ungeteilten Gonanthen der ursprüngliche war. So ergibt es sich ganz unzweideutig, daß die ungeteilten Gonanthen von *Plumularia setacea* die älteste Form unter allen Plumulariden und Sertulariden sind, und daß folglich, wie ich es schon hervorhob (S. 125, 132, 137), der Gonanth der Thecaphoren ihr ursprünglicher, eigentlicher Keimträger war und teilweise noch ist[1].

Daran reiht sich ganz naturgemäß noch eine weitere Schlußfolgerung, nämlich die durch meine Terminologie bereits angedeutete und an andrer Stelle schon besprochene Homologisierung der Gonanthen der Athecata und der bezeichneten Thecaphora (S. 125). Nachdem es sich gezeigt hat, daß auch der gestielte Keimsack der Sertulariden und Plumulariden nur ein von den Hydranthen ererbtes polypoides

[1] Diese Auffassung wird natürlich dadurch nicht beeinträchtigt, daß einzelne Teile dieser Keimträger, wie die Deckenplatte und die Mantelhöhle, zu besonderen Funktionen, nämlich zur Eröffnung der Gonangien, zur Herstellung der Gallertgebilde u. ä. eingerichtet sind.

Organ der Gonanthen ist, folgt daraus notwendig, daß er nicht, wie bisher angenommen wurde, ein ursprüngliches und selbständiges Geschlechtsindividuum und als »Gonophor« dem ebenso genannten Geschlechtsindividuum der Athecata homolog sein kann. Und wenn anderseits der ganze Gonanth der Thecaphora samt dem Keimsack ein einziges polypoides Geschlechtsindividuum ist, kann er nur dem gleichen Geschlechtsindividuum der Athecata, d. h. ihrem Gonanthen homolog sein, mit der Maßgabe, daß der letztere stets einfach bleibt, der Gonanth der Thecaphora hingegen meist geteilt ist. Daß dies kein ursprüngliches und grundsätzliches Unterscheidungsmerkmal ist, beweisen die beschriebenen Zwischenformen, von denen insbesondere die Gonangien von *Plumularia setacea* die übrigen Gonangien mit den Gonanthen der Athecata unmittelbar verknüpfen.

Nach dieser Auseinandersetzung hat die Beibehaltung des Namens »Gonangium« für die Geschlechtsindividuen der Thecaphora scheinbar keinen rechten Zweck mehr, besonders da ihre kleinen Abweichungen von den Gonanthen der Athecata — Bildung der Deckenplatte und der Mantelhöhle, Verstärkung des Periderms zur »Gonotheca« — von untergeordneter Bedeutung und nicht einmal ständig sind. Da jedoch jener besondere Namen »Gonangium« zu keinerlei Mißverständnissen Veranlassung geben kann und bei den Campanulariden, wie sich zeigen wird doch nicht ganz entbehrlich ist, werde ich ihn für die die Geschlechtsindividuen enthaltenden Kapseln der Thecaphora beibehalten.

Die Gattung Aglaophenia (Taf. XII, XIII).

Die Gonangien aller hier besprochenen *Aglaophenia*-Arten sind bekanntlich gruppenweise in je eine »Corbula«, d. h. einen eigentümlichen Seitenzweig des Stammes eingeschlossen. Die Achse der Corbula oder der eigentliche Seitenzweig trägt die Gonangien reihenweise und erzeugt auf beiden Seiten die aufwärts gebogenen »Rippen«, die als seine modifizierten Hydranthen gelten (Weismann).

Die bisherigen Untersuchungen beziehen sich nur auf *Aglaophenia pluma*. Allman berichtet ganz kurz (Nr. 3, S. 61), daß jedes weibliche Gonangium innerhalb der dünnen Gonotheca ein einfach schlauchförmiges, kurzes Blastostyl und ein Gonophor mit einem einzigen Ei enthalte, um das sich der Spadix (Entodermschlauch) wie bei *Eudendrium* herumkrümmt. Von den männlichen Gonangien wird nur angegeben, daß der Spadix in der Achse der Spermamasse gerade sei. — Weismann bestätigt Allman im allgemeinen, fügt aber hinzu, daß

das Blastostyl der männlichen Gonangien von *Aglaophenia pluma* durch das Gonophor verdrängt werde, und daß Sperma und Ei nur von einem dünnen Ectoderm überzogen würden, so daß ein medusoider Bau dieser Gonophoren nicht zu erkennen sei. Die beiderlei Keimzellen wandern aus dem Entoderm des Stammes ein und liegen im Gonophor außerhalb der Stützlamelle (Nr. 70, S. 191, 192).

Mir lagen weibliche *Aglaophenia myriophyllum* und *Aglaophenia helleri*, sowie männliche *Aglaophenia pluma* zur Untersuchung vor. Im Bau ihrer Gonangien stimmen diese drei Arten überein, wogegen ihre Corbulae verschieden sind, weit offen bei *Aglaophenia myriophyllum*, geschlossen bei den beiden andern Arten.

21. Aglaophenia myriophyllum (Taf. XII).

Da die offenen Corbulae dieser Art viel unvollkommener und primitiver sind als diejenigen andrer *Aglaophenia*-Arten, lassen sie die Bedeutung ihrer einzelnen Teile leichter erkennen. Daß die Corbula tatsächlich aus einem Seitenzweig hervorgeht, ist nicht nur durch ihre Lage, nämlich an der Stelle eines solchen Zweigs, wahrscheinlich, sondern auch dadurch ganz klar, daß ihr Stiel nicht selten merklich verlängert und dann mit einer ganzen Anzahl von gewöhnlichen sessilen Hydranthen besetzt ist, die genau so wie an einem normalen Seitenzweig eine einzige gerade Zeile bilden (Fig. 259). Diese Hydranthen hören aber dort auf, wo die biserial und alternierend angeordneten Rippen der Corbula auftreten, so daß es scheinen könnte, als wenn diese letzteren die Hydranthen wirklich vertreten und ihnen homolog wären. Dem widersprechen aber folgende Tatsachen.

Auch unter den nicht metamorphosierten Seitenzweigen des Stockes finden sich gelegentlich solche, deren Hydranthenreihe an einem Punkte aufhört und weiterhin durch alternierende Seitenzweige zweiter Ordnung ersetzt wird (Fig. 259), die nach Lage und Bildung mit den normalen Seitenzweigen erster Ordnung identisch sind und daher den einzelnen Hydranthen nicht homolog sein können. Schon die äußere Ähnlichkeit zwischen jenen sekundären Seitenzweigen und den wenig gebogenen schlanken Rippen der Corbula von *Aglaophenia myriophyllum* (Fig. 260) läßt vermuten, daß die letzteren aus sekundären Seitenzweigen entstehen und die ganze Corbula folglich nicht aus einem normalen, sondern aus einem jener ungewöhnlichen Seitenzweige hervorgeht. Dies wird auch in der Tat durch den Bau und die Entwicklung der Rippen, sowie durch gewisse Abnormitäten derselben bestätigt.

Die erste Anlage einer Corbularippe ist nämlich nicht einfach ein sessiler Hydranth, sondern ein kurzer Zweig mit einem terminalen Hydranthen, über den der Zweig jedoch sehr bald hinauswächst und so die eigentliche Rippe bildet, deren regelmäßige Zacken durch eine Reihe von Nematophoren gebildet werden. Häufig gabelt sich der Zweig, und einmal sah ich ihn sogar zu einem normalen langen und mit Hydranthen dicht besetzten Seitenzweig auswachsen. Aus diesen Beobachtungen ergibt sich wohl zweifellos, daß die Rippen wirklich nur Modifikationen von Seitenzweigen zweiter Ordnung sind. Bei *Aglaophenia helleri* und *Aglaophenia pluma* ist dies kaum zu erkennen, weil die Rippen ihrer Körbchen sehr früh sich schildförmig verbreitern und miteinander zu verwachsen beginnen, was bei *Aglaophenia myriophyllum* ganz unterbleibt. Es ist aber kaum denkbar, daß jene geschlossenen Körbchen einen grundsätzlich andern Ursprung haben sollten als die unvollkommenen und offenen von *Aglaophenia myriophyllum*.

Die Gonangien von *Aglaophenia myriophyllum* sitzen in zwei Zeilen am Hauptzweig der Corbula, dicht an den Basen der Rippen und bisweilen sogar unmittelbar auf ihnen. Sie erhalten sehr früh ihre Eizellen, die, wie Weismann an *Aglaophenia pluma* feststellte (s. o.), aus dem Stamm einwandern, wo sie im Entoderm entstehen. Ich kann dies für *Aglaophenia myriophyllum* bestätigen. Doch verdient die Einwanderung dieser Eizellen eingehender geschildert zu werden. Vor allem ist es auffallend, in wie großer Zahl sie in die Corbula einwandern. Eine Corbula-Anlage, die noch keine Rippen gebildet hatte, enthielt bereits 30—40 Eizellen; in älteren Corbulae zählte ich 150—200 Eizellen jeder Größe, während auch in den größten Körbchen, die ich sah, nicht mehr als 20 und einige Gonangien vorhanden waren, die bekanntlich nur je eine Eizelle aufnehmen. Selbst wenn jede Corbula mehr als einen Satz von Gonangien erzeugen sollte, wofür aber noch jeder Anhaltspunkt fehlt, so genügt dies noch lange nicht zum Ausgleich jener Verschiedenheit in der Zahl der in der Corbula vorhandenen und der in die Gonangien einwandernden Eizellen; man muß also annehmen, daß der größte Teil der in einer Corbula angesammelten Eizellen gar nicht zur weiteren Entwicklung kommt, sondern früher oder später der Auflösung anheimfällt.

Diese Annahme wird ganz wesentlich unterstützt durch die Tatsache, daß eine nicht unerhebliche Zahl von Eizellen gar nicht im Hauptzweig der Corbula bleibt, sondern ganz regelmäßig in die Rippen eindringt, und zwar bis über deren halbe Länge hinaus (Fig. 260). Meist zählte ich in jeder Rippe sechs bis zehn Eizellen; in der schon erwähnten

unregelmäßigen Corbula enthielt aber jede von den zwei unteren, ungewöhnlich starken Rippen gegen 100 verschieden große Eizellen, und einige waren selbst in die unteren Glieder des erwähnten normalen, d. h. nicht in eine Rippe umgebildeten Seitenzweiges der Corbula vorgedrungen. Allerdings müssen die letzteren Befunde als Ausnahmen bezeichnet werden; dadurch wird aber an der Tatsache nichts geändert, daß eine Einwanderung von Eizellen in die Rippen der Corbula ganz regelmäßig stattfindet und nicht etwa ein zufälliges Fehlgehen einzelner Eizellen bedeutet. Anderseits ersieht man aus jenen Ausnahmen, in wie hohem Maße dieses Fehlgehen sich unter Umständen steigern kann. — Ich will übrigens hier gleich hinzufügen, daß ich ähnliche Befunde auch bei *Aglaophenia helleri* erhielt; nur ist dort die Zahl der in die Rippen eindringenden und der im Hauptzweig überschüssig zurückbleibenden Eizellen geringer als bei *Aglaophenia myriophyllum*.

Da nun schon der Hauptzweig jeder Corbula so viele überflüssige und dem Untergang geweihte Eizellen enthält, bedarf es keiner weiteren Erörterung, daß auch die in die Rippen der Corbula vorgedrungenen Eizellen für die Fortpflanzung verloren sind. Dieser bedeutende und, worauf ein besonderes Gewicht zu legen ist, regelmäßige Verlust an Eizellen bei den genannten und wahrscheinlich auch noch andern Aglaophenien ließe sich bis zu einem gewissen Grade dadurch erklären, daß die Eigentümlichkeit dieser Gattung, in jedes Gonangium nur eine einzige Eizelle aufzunehmen, erst spät erworben wurde, während die frühere reichliche Produktion von Keimen im Stamm sich unverändert erhielt und daher jenen unverwendbaren Überschuß lieferte. Damit ist aber der merkwürdige Umstand nicht erklärt, daß die überschüssigen Eizellen nicht sämtlich im Hauptzweig der Corbula zurückbleiben, wo sich ihre Bestimmung entscheidet, sondern teilweise in die Rippen weiterwandern, und zwar zu einer Zeit, wann es entweder noch keine Gonangien gibt oder diese noch keine Eizellen aufgenommen haben. Um nicht immer nur Beispiele von *Aglaophenia myriophyllum* anzuführen, erwähne ich schon hier, daß ich eine junge Corbula von *Aglaophenia helleri* beobachtete, die sieben junge und noch leere Gonangien, daneben aber 16 Eizellen in ihren Rippen enthielt. Da nun die Gonangien an oder über der Basis der Rippen entstehen, so müssen jene Eizellen entweder schon vor der Entstehung der Gonangien über ihr erstes Ziel, die Rippenwurzel, hinausgeschossen sein, oder unmittelbar unter den noch leeren Gonangien in die Rippen weitergewandert sein. Beides liefert aber einen vollgültigen Beweis, daß ihre Wanderung unter keinen Umständen durch einen wie immer gearteten »Instinkt« notwendig auf

ein bestimmtes Ziel, nämlich die Gonangien gerichtet sein kann, sondern vielmehr nur von äußeren Ursachen, also den Form- und Lagebedingungen der wachsenden Umgebung geleitet wird.

Dabei ist es natürlich keineswegs wunderbarer als irgendeine andre »zweckmäßige« Erscheinung, daß jene dirigierenden äußeren Bedingungen in der Regel dennoch die Füllung der Gonangien sichern. Denn, erstens wäre es beinahe wunderbarer, wenn von den zahlreichen Eizellen, die an der Basis der heranwachsenden Gonangien vorbeiwandern, nicht je eine einzelne in deren Inneres einlenkte; und selbst wenn es dazu einer besonderen Einrichtung bedurfte, so kann diese doch nicht in den ganz wenigen »auserwählten« Eizellen gesucht werden, sondern nur in der Anlage der Gonangien selbst, also wieder in gewissen äußeren Formbedingungen. Dann läuft aber auch die ganze »Zweckmäßigkeit« in unserm Fall wie auch sonst darauf hinaus, daß nur diejenige Organisation sich stammesgeschichtlich entwickeln konnte, die die Existenzfähigkeit der Art nicht in Frage stellte.

Diese Entwicklung der Form- und Lagebedingungen der von den Keimzellen durchwanderten Polypenteile ist nun, wie es scheint, bei den meisten Hydropolypenarten so weit gegangen, daß, abgesehen von einzelnen Ausnahmen, alle einmal erzeugten Keimzellen ihr Ziel erreichen; und selbst dann kann, wie ich es für die Medusen nachwies (S. 20 ff.), die rein mechanische Bestimmung der Wanderungsrichtung aufgedeckt werden. Die Aglaophenien zeigen dagegen noch eine besondere, lehrreiche Anpassung. Im allgemeinen kann man ja sagen, daß die Wanderung der Keimzellen im Cönosark seinem Wachstum entsprechend peripher, centrifugal gerichtet ist; so gelangen sie aus dem Stamm direkt oder durch Vermittlung der Zweige in die Medusen und Gonanthen, wobei nur wenige fehl und verloren gehen. Bei *Aglaophenia* steigern sich aber diese Verluste infolge der aufs äußerste herabgesetzten Aufnahmefähigkeit der Gonanthen ganz außerordentlich und zwar ganz regelmäßig; anderseits wirken die die Wanderung dirigierenden Bedingungen, wohl infolge der Entstehung der Corbula, bzw. ihrer Rippen, so unsicher, daß viele Eizellen an den Gonangien dicht vorbeigehen. Beide Erscheinungen gehören aber zusammen.

Die große Zahl der im Stamm erzeugten Keimzellen ist sicher ererbt, aber nur scheinbar zum größten Teil wirklich überflüssig; denn würde sie nur annähernd soweit reduciert als Gonangien entstehen, so würde bei jener unsichern Direktion wohl nur ein ganz kleiner Teil der Gonangien mit Eizellen besetzt werden und die Existenz der Species ganz ernstlich bedroht sein. Somit ist der große Überschuß der für die

Fortpflanzung direkt nicht erforderlichen Eizellen dennoch für dieselbe von größter Bedeutung dadurch, daß er gegenüber der Unsicherheit der Einwanderung der einzelnen Eizelle in ein Gonangium die Gewißheit bietet, daß von den vielen jedes Gonangium umlagernden Eizellen wenigstens eine den richtigen Weg findet.

Man denkt hier unwillkürlich an die Analogie bei dem Sperma, dessen gewaltige Überproduktion es vor allem sichert, daß jedes Ei wenigstens von einem Spermatozoon getroffen wird. Und so, wie in diesem Fall kommt auch bei der Einwanderung der Eizellen von *Aglaophenia* an ihre Reifungsstätte ein sie auf dieses normale Ziel richtender Instinkt nicht in Frage.

Ich wende mich jetzt zur Entwicklungsgeschichte der weiblichen Gonangien von *Aglaophenia myriophyllum*. Sie sind linsenförmig abgeplattet (Fig. 264) und von unsymmetrischer Gestalt, indem der scharfe Rand an der Rückenseite und am Scheitel konvex, an der Bauchseite aber gerade verläuft (Fig. 261). Die Gonotheca ist nur längs des Randes dünn, sonst aber von gewöhnlicher Stärke, wohl im Zusammenhange damit, daß die Gonangien von *Aglaophenia myriophyllum* nicht wie die dünnhäutigen Gonangien andrer Aglaophenien durch eine geschlossene Corbula geschützt werden, sondern zwischen den weit auseinanderstehenden Rippen ganz offen daliegen.

Das Ectoderm hebt sich nirgends von der Gonotheca ab. Der Entodermschlauch ist frühzeitig dem Rande der Gonotheca parallel gekrümmt, also an der Rückenseite konvex, ventral etwas eingebuchtet. Sobald die Eizelle ins Gonangium eingetreten und an jene ventrale Entodermbucht gelangt ist, beginnt dicht darüber eine Einschnürung des Schlauchs, die eine dorsale, in sein früheres Scheitelende auslaufende Röhre von einem ventralen Ast trennt und allmählich bis an den Stiel des Gonanthen vordringt (Fig. 262). Es ist klar, daß die dorsale Röhre den entodermalen Abschnitten des Halses und der Deckenplatte, der ventrale Ast dem Entodermschlauch des Keimsacks der bisher beschriebenen Thecaphoren entspricht. Der ventrale Entodermast umwächst die Eizelle von oben her mit der bekannten hakenförmigen Krümmung; der dorsale Ast folgt dieser Krümmung ganz genau.

Das Ectoderm ist an den Schmalseiten des Gonanthen, besonders am Rücken und Scheitel ansehnlich verdickt und zugleich so vacuolisiert, daß es ebenso wie bei *Plumularia setacea* sich teilweise in ein Zellennetz mit Intercellularsubstanz verwandelt (Fig. 261, 264). Rund um das vorgewölbte Ei spaltet sich das Ectoderm schon vor der Abschnürung des ventralen Entodermastes in zwei Schichten; diese Spal-

tung dringt aber so langsam dorsalwärts vor, daß, nachdem die Abschnürung des ventralen Ectodermastes von der dorsalen Röhre vollendet ist, das zwischen sie beide vorgedrungene Ectoderm noch solid, ungespalten erscheint. Auf dieser vorgeschrittenen Entwicklungsstufe gibt es also erst einen abgeschnürten Entodermschlauch wie bei *Diphasia*, aber noch immer keinen aus Entoderm und eignem Ectoderm bestehenden abgeschnürten Keimsack. Erst später, wenn das Ei sich der Reife nähert, setzt sich die erwähnte Spaltung des Ectoderms auch in jenen Zwischenraum zwischen beiden Entodermästen fort, so daß das Bild eines vollständig abgeschnürten Keimsacks ähnlich wie bei *Sertularia* und *Plumularia echinulata* vorliegt. Damit ist aber die Homologie dieser beiderlei Keimsäcke noch keineswegs gesichert.

Es hängt nämlich alles von der Deutung der beschriebenen beiden Ectodermschichten von *Aglaophenia myriophyllum* ab. Die innere überzieht nicht nur die Eizelle und den ventralen Entodermschlauch, sondern dringt auch in die Fuge zwischen ihnen ein und kapselt daher die Eizelle vollständig in ein ectodermales Gewebe ein; sie verhält sich also genau so wie ein Innenectoderm. Die äußere Ectodermschicht, die von der inneren deutlich absteht und an der Deckenplatte, der Halsröhre und am Stiel des Gonanthen in dessen ursprüngliches Ectoderm übergeht, erinnert dadurch zunächst an eine Tunica, jene äußerste Hülle, die nicht nur die meisten Keimsäcke, sondern selbst die echten Medusenknospen von *Obelia* und *Clytia* umschließt, aber sich überall nur als eine accessorische und morphologisch belanglose Bildung erweist. Diese beiden Deutungen eines Innenectoderms und einer Tunica als einziger Ectodermschichten des Gonanthen von *Aglaophenia myriophyllum* lassen sich aber nicht miteinander vereinigen; denn da wir ein Innenectoderm nur als ein Abspaltungsprodukt des eigentlichen Ectoderms kennen, das dann als Außenectoderm zurückbleibt, so ist ein Innenectoderm ohne ein Außenectoderm an einem Keimsack ein Unding. Eine von beiden Deutungen muß also falsch sein: ist die Tunica richtig gedeutet, so muß die innere Schicht einem ungeteilten eigentlichen Ectoderm des Keimsacks entsprechen, und umgekehrt muß, wenn das fragliche Innenectoderm seinen Namen mit Recht trägt, die vermeintliche Tunica das Außenectoderm sein, von dem sich eine Tunica noch nicht abgelöst hat. Für die Entscheidung kommt nun folgendes in Betracht.

An der festgeschlossenen innern Ectodermschicht habe ich nirgends Spuren einer Spaltung in zwei Schichten gefunden, wohl aber an der äußern Schicht, die an einzelnen Stellen deutlich zweiblätterig erscheint.

Das häufigste Vorkommnis dieser Art ist eine weite Höhlung in der äußeren Ectodermschicht, die nach Form und Lage vollkommen mit der Mantelhöhle von *Plumularia setacea* übereinstimmt, aber abwärts freilich in unregelmäßige Spalträume ausläuft (Fig. 262). Allerdings habe ich eine solche Mantelhöhle bei *Aglaophenia helleri* und *Aglaophenia pluma* nicht wieder angetroffen, aber um so beständiger und vollkommener bei der nahverwandten *Antennularia ramosa* (s. u., Fig. 273); sie ist also keine bedeutungslose Zufälligkeit, sondern wirklich das Homologon der Mantelhöhle andrer Thecaphora. Dies begründet aber die Annahme, daß die äußere Ectodermschicht der Gonanthen von *Aglaophenia* die Elemente eines Außenectoderms und einer Tunica in sich vereinigt, und die innere Schicht ein echtes Innenectoderm (Parectoderm) darstellt. Der abgeschnürte Keimsack von *Aglaophenia myriophyllum* besteht also nur aus Entodermschlauch und Innenectoderm und entwickelt sich innerhalb des in seiner Lage unveränderten, an der Abschnürung nicht beteiligten primären Ectoderms des ganzen Gonanthen, d. h. der Keimsack von *Aglaophenia* entspricht ganz und gar dem abgeschnürten »inneren« Keimsack von *Diphasia*.

Über den Mangel einer Medusenähnlichkeit an den Keimsäcken dieser und andrer *Aglaophenia*-Arten brauche ich kein Wort zu verlieren, da eine solche sogar von Weismann vermißt wurde.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung der Gonangien von *Aglaophenia myriophyllum* schrumpft der dorsale Entodermrest immer mehr zusammen, ohne sich jedoch zu verkürzen; der dadurch vergrößerte übrige Raum des Gonangium wird von dem wachsenden Keimsack ausgefüllt (Fig. 263). Später atrophieren auch der zum Keimsack gehörende ventrale Entodermast und das Innenectoderm, um dem reifenden Ei und dem daraus sich entwickelnden Embryo Platz zu machen.

22. Aglaophenia helleri (Taf. XIII).

Die weiblichen Gonangien dieser Art unterscheiden sich nur in untergeordneten Dingen von denen der *Aglaophenia myriophyllum*. Sie haben im Zusammenhange mit ihrer Einschließung in eine sehr vollkommene Corbula nur eine ganz dünne Gonotheca und sind von birnförmiger Gestalt (Fig. 270). Die Verdichtung des ventralen Ectoderms und seine Sonderung in zwei Schichten beginnt schon vor der Spaltung des Entodermschlauchs in die beiden Äste, von denen der ventrale übrigens nicht über die Eizelle hinauswächst und gerade bleibt; der dorsale Ast verhält sich genau so wie bei *Aglaophenia myriophyllum*.

Eine Aufblätterung des Außenectoderms habe ich an den Gonanthen von *Aglaophenia helleri* nicht bemerkt; doch kann nicht daran gezweifelt werden, daß dieses und das Innenectoderm vollkommene Homologa der gleichnamigen Schichten von *Aglaophenia myriophyllum* sind.

Über die Einwanderung von Eizellen in die Rippen der Corbula von *Aglaophenia helleri* habe ich schon berichtet (S. 160). — Die Embryonalentwicklung verläuft bei dieser Art ebenfalls im Gonangium.

23. Aglaophenia pluma (Taf. XIII).

Die männlichen Gonangien von *Aglaophenia pluma* schließen sich den weiblichen Gonangien der voranstehend beschriebenen *Aglaophenia*-Arten eng an. Die erste Entwicklung jener Gonangien geht ebenso wie bei *Aglaophenia helleri* noch in der offenen Corbula vor sich; immerhin ist die Gonotheca des birnförmigen Gonangium so dünn wie das homologe Periderm an den Gonanthen der Athecata.

Die Knospung der Gonangien beginnt, so wie es Weismann von *Plumularia* schilderte, mit einem frei hervortretenden Ectodermknopf, in den sodann ein Entodermzipfel einwächst (Fig. 265). Alsbald wandern die Spermatoblasten aus dem Entoderm der Corbula in das junge Gonangium ein und sammeln sich dort in dem noch ziemlich geraden Entodermschlauch so an, daß sie ungefähr in seiner Mitte einen Halbgürtel um die Epithellage des Entoderms bilden und sie nach innen einbuchten (Fig. 266). Daß sie noch vollständig innerhalb des Entoderms in das Gonangium eintreten, läßt sich an dessen stielförmiger Basis leicht feststellen. Auch über die genannte Zone der Spermatoblasten zieht die ursprüngliche Grenzlamelle glatt hinweg; doch zeigt sich gleichzeitig, wenn auch noch etwas weniger vollständig, eine ebensolche Grenzlamelle zwischen der Spermatoblastenzone und dem Entodermepithel, die sich später verstärkt und am Rande der Zone in die übrige Grenzlamelle zwischen Ecto- und Entoderm ausläuft, während das Stück derselben, das nach außen von der Spermatoblastenzone lag, verschwindet.

So kommt also diese Zone außerhalb des Entoderms zu liegen, ohne daß sie eine Ortsveränderung vornimmt, was namentlich dadurch bestätigt wird, daß die vorhin beschriebene, durch die Zone bewirkte Einschnürung des Entodermepithels und mithin des bleibenden Entodermschlauchs erhalten bleibt. Ein aktives Durchwandern der Spermatoblasten durch die ursprüngliche Grenzlamelle findet nicht statt und die zwischen Hodenmasse und Entoderm nachweisbare Grenzlamelle ist eine Neubildung.

Wie aus den folgenden Entwicklungsstufen ersichtlich ist, entspricht das blinde Ende des Entodermschlauchs dem oberen Ende des dorsalen Entodermastes (Deckenplatte, Hals) der beschriebenen weiblichen Gonanthen von *Aglaophenia myriophyllum* und *Aglaophenia helleri*, und die bauchige Erweiterung des Schlauches unter der Spermatoblastenmasse der Kuppe des ventralen Entodermastes, die jene Masse wie einen Zwerchsack trägt (Fig. 267). Bevor aber die eigentliche Trennung beider Äste begonnen hat, hat sich das die Spermatoblastenmasse bedeckende Ectoderm in die zwei Schichten, Innenectoderm und Außenectoderm gespalten, die sich weiterhin genau so verhalten wie an den genannten weiblichen Gonanthen, und daher ebenfalls die Existenz eines aus dem »Blastostyl« hervorknospenden selbständigen »Gonophors« ausschließen. Die Abschnürung des Keimsacks von *Aglaophenia pluma* bleibt vielmehr ebenso wie bei *Aglaophenia myriophyllum* und *Diphasia* eine innere Bildung des Gonanthen, an der sein eigentliches (Außen-) Ectoderm keinen Anteil hat.

Der dorsale Entodermast krümmt sich am Scheitel ebenso wie in den weiblichen Gonanthen und atrophiert ebenfalls frühzeitig, ist aber als Strang noch in reifen Gonangien zu erkennen (Fig. 268). Der ventrale Entodermast befindet sich später in der Achse der Hodenmasse, da er während seiner Abspaltung gewissermaßen in sie hineinwächst. Er bleibt jedoch nicht gerade, wie die früheren Beobachter angeben, sondern krümmt sich am Ende ebenfalls, aber wie ich zu sehen glaube, nicht parallel dem Dorsalast, sondern in abweichender Richtung (Fig. 269).

24. Antennularia ramosa (Taf. XIII).

Von den *Antennularia*-Arten ist bisher nur die *Antennularia antennina* bezüglich ihrer Gonangien von Weismann untersucht worden (Nr. 70, S. 188—190). In ihren weiblichen Gonangien fand Weismann ein Blastostyl mit zur Seite gebogener Deckenplatte und ein von dessen Wurzel entspringendes Gonophor mit einer einzigen, aus dem Entoderm des Stammes eingewanderten Eizelle. Das Blastostyl schwindet jedoch frühe, und der Embryo entwickelt sich innerhalb des Gonangium. »Die dünne Hülle, welche die Eizelle umgibt«, setze sich aus den bekannten vier Schichten der Medusenglocke zusammen. In den männlichen Gonangien scheine das Blastostyl von vornherein rudimentär zu sein; die Hülle des Gonophors bestehe aus einer einzigen Ectodermlage, doch seien die Spermatoblasten in ein ectodermales Stroma eingebettet.

Die von mir untersuchten weiblichen Gonangien von *Antennularia ramosa* stimmen mit denen von *Antennularia antennina* in vielen Dingen vollkommen überein (vgl. Hincks, Weismann). So besitzen die beiderlei Gonangien eine hornförmig gekrümmte Gestalt mit stark konvexer Bauchseite, ferner eine dorsalwärts gewandte subapicale Delle ihrer Gonotheca, die sich zuletzt in eine Öffnung verwandelt. Die Gonanthen beider Arten bestehen aus einer breiten Deckenplatte und einem bis zum Gonanthenstiel abgeschnürten Keimsack mit nur einer einzigen Eizelle. Man sollte daher meinen, daß die Gonanthen beider Arten auch in andrer Hinsicht sich im ganzen gleich verhalten. Dennoch decken sich Weismanns Angaben über *Antennularia antennina* vielfach nicht mit meinen Befunden an *Antennularia ramosa*.

Schon an den jüngsten Gonangien von *Antennularia ramosa* tritt die erwähnte hornförmige Gestalt in der Hauptebene deutlich hervor (Fig. 271); doch läßt sie sich unschwer auf die dreieckige oder kreiselförmige Gestalt der meisten übrigen Gonangien zurückführen. Die schräg dorsal gestellte Endfläche, die in die später hervortretende Delle übergeht, und der die Deckenplatte des Gonanthen von innen anliegt, entspricht natürlich dem regelmäßigen Scheitel andrer Gonangien und wird wohl durch das überwiegende Wachstum der Bauchseite in jene dorsale Lage verschoben. Übrigens neigt sie mehr oder weniger stark nach der rechten Seite hinüber, was an Querdurchschnitten besonders deutlich wird (Fig. 275).

An den nächstälteren Gonangien sah ich mehr als einmal, so daß eine Monstrosität ausgeschlossen sein dürfte, eine knopfförmige Ausstülpung des oberen Randes der Deckenplatte nach außen vorragen, wobei es zweifelhaft blieb, ob die unmeßbar dünne apicale Gonotheca an jener Stelle mit hervorgehoben oder aufgelöst war (Fig. 272). Die Bedeutung dieser bald schwindenden Bildung ist mir unbekannt geblieben.

Später greift der Rand der Deckenplatte in den kantig hervortretenden Rand der schon erwähnten Delle der Gonotheca hinein, so daß der bleibende Zusammenschluß beider Gebilde ganz zweifellos ist; wie denn auch bei andern Thecaphora die Eröffnung der Gonangien ganz allgemein über der Deckenplatte erfolgt. Ich muß daher die Deutung Weismanns bezweifeln, der in den Gonangien von *Antennularia antennina* die ganze Deckenplatte nicht unter der Delle der Gonotheca, sondern davor an der konvexen Bauchseite des Gonangium zu sehen meint, so daß die Öffnung desselben sich dorsalwärts von der Deckenplatte bildete. Dieser Gegensatz der *Antennularia antennina* zu *An-*

tennularia ramosa und allen übrigen Thecaphora wird auch durch die bezügliche Abbildung Weismanns (Nr. 70, Taf. IX, Fig. 9) kaum genügend begründet erscheinen, da sie nicht einen wirklichen Mediandurchschnitt, sondern nur einen optischen Durchschnitt eines »Tinktionspräparats« darstellt, was nach meiner Erfahrung nur selten ein einwandfreies Bild ergibt.

Schon bevor die Eizelle aus dem Entoderm des Stammes in den Gonanthen eingewandert ist, zeigt sich eine ganz beträchtliche Verdickung des Ectoderms an der konvexen Bauchseite des Gonangium; mit dieser auffallenden Asymmetrie des Gonanthen wird es wahrscheinlich zusammenhängen, daß die Eizelle stets an dieselbe (Bauch-) Seite gelangt. Ist dies geschehen, so zeigt sich sehr bald dasselbe Bild, das die jungen Gonangien von Plumularien und Aglaophenien darbieten (Fig. 272). Die Eizelle tritt aus dem Niveau des Entoderms nach außen hervor und wird dann an drei Seiten vom Ectoderm umfaßt. Zugleich sondert sich der zur Deckenplatte gehörende, breit abgeplattete Abschnitt des Entodermschlauchs[1] von dessen ganz geradem Hauptteil ab, und das Ectoderm der Bauchseite schichtet sich so, wie es bis zum Ende bleibt. Die ectodermalen Teile des Keimsacks sind also fertig gebildet, bevor seine Abschnürung auch nur andeutungsweise begonnen hat.

Jene Schichtung des Ectoderms ist nach den angeführten Beobachtungen an *Aglaophenia* leicht zu verstehen (S. 164). Die innerste Schicht, das Innenectoderm, überzieht die ganze weit vorragende Oberfläche der Eizelle und beginnt bereits unter die letztere vorzudringen. An seinem Rande hängt das Innenectoderm mit dem Ectoderm des übrigen Gonanthen zusammen, aber nicht unmittelbar mit dem eigentlichen Außenectoderm; denn dieses entspringt in einigem Abstande vom Keimsack, an der Deckenplatte, am Stiel und an der Rückenseite des Gonanthen. Über dem Außenectoderm zeigt sich eine ziemlich weite Mantelhöhle, deren Decke oder eben die Tunica sich abwärts an das Außenectoderm anlegt.

Die Abschnürung des Keimsacks wird dadurch eingeleitet, daß der Entodermschlauch sich gegen die Eizelle ausbuchtet, wodurch sie teils abgeplattet, teils eingedrückt wird (Fig. 273). Diese Ausbuchtung des Entoderms schnürt sich alsdann von oben her nach unten fortschreitend von der Halsröhre ab, wobei das Innenectoderm den abgeschnürten Teil überkleidet und allmählich auch die entodermale Seite der Eizelle

[1] Die Schlußwand der entodermalen Deckenplatte ist außerordentlich verdünnt.

umhüllt. Das Außenectoderm behält seinen früheren Zusammenhang mit dem Gonanthen, also auch mit der ganzen dorsal abgeschnürten Halsröhre, so daß der abgeschnürte Keimsack von *Antennularia ramosa* sich ganz unzweideutig innerhalb des Gonanthen befindet, d. h. ein »innerer Keimsack« ist.

Während der Abschnürung des Keimsacks verändert sich sein Entodermschlauch nur insofern, als er sich unterhalb der Eizelle ebenfalls ausbuchtet (Fig. 274); im übrigen bleibt er cylindrisch, so daß die Eizelle an seiner Seite etwas eingedrückt erscheint (Fig. 275). Ist die Abschnürung so weit gediehen, daß der Keimsack nur noch durch einen Stiel mit der Wurzel des übrigen Gonanthen zusammenhängt, dann beginnen Deckenplatte und Halsröhre zu schrumpfen, bis die erstere zu einer dünnen Scheibe unter der Delle der Gonotheca, und der Hals zu einem soliden Strang geworden ist. Unterdessen ist die Eizelle so stark gewachsen, daß sie den Entodermschlauch des Keimsacks überragt, die Mantelhöhle zusammendrückt und überhaupt den größten Teil des Raums bis an die Deckenplatte für sich in Anspruch nimmt. Das Außenectoderm ist alsdann nicht mehr zu unterscheiden; doch habe ich es nicht entscheiden können, ob es sich mit der Tunica vereinigt oder einfach aufgelöst hat. Der Keimsack ist jedenfalls nur vom Innenectoderm umhüllt.

Ist der abgeschnürte Keimsack von *Antennularia ramosa*, wie gezeigt wurde, ein innerer, d. h. in das ursprüngliche Ectoderm, also auch in den Gonanthen selbst eingeschlossen, so fehlt natürlich jede Möglichkeit, ihn mit einer aus dem »Blastostyl« hervortretenden Knospe zu vergleichen. Dazu kommt, daß alle wesentlichen Teile der angeblichen Knospe fertig vorliegen, bevor ihre Sonderung, nämlich die Abschnürung des Keimsacks auch nur begonnen hat. — Wie endlich in dem stets einschichtigen Innenectoderm, dem einzigen ectodermalen Bestandteil des innern Keimsacks die vier »dicht aufeinandergepreßten Schichten der Medusenglocke«, wie Weismann das Innenectoderm bezeichnet (Nr. 70, Figurenerklärung zu Taf. IX, Fig. 9), unterschieden werden könnten, bleibt mir unerfindlich. Der Keimsack der weiblichen *Antennularia ramosa* hat im Zusammenhange damit, daß er als innere Bildung des Gonanthen nichts mit einer Knospe gemein hat, auch keine Spur eines Medusenbaues[1].

[1] Nach Weismann kommen in den männlichen Gonangien von *Antennularia antennina* zwei ectodermale Schichten des Keimsacks vor, das den Hoden durchsetzende Stroma und seine äußere Hülle; zweifellos ist dies dasselbe Innenectoderm, das ich von den weiblichen Gonangien von *Antennularia ramosa* beschrieb.

Je größer das Ei in dem weiblichen Gonangium von *Antennularia ramosa* wird, desto mehr rückt es gegen die künftige Öffnung der Gonotheca vor, während die übrigen Teile des Gonanthen atrophieren und sich in den Grund der Kapsel zurückziehen (Fig. 276). Unterdessen ist der Rand der Delle der Gonotheca zu einer kurzen, ganz dorsal gerichteten Röhre vorgewachsen, die sich öffnet. Das kuglig gewordene reife Ei nimmt alsdann die obere Hälfte der Kapsel über den geschrumpften, aber verdickten Resten des Gonanthen ein.

Überblick über die Entwicklung der Gonangien der Sertulariden und Plumulariden.

Trotz der Mannigfaltigkeit in der Gonangienbildung dieser beiden Familien läßt sich einiges Gemeinsame für sie feststellen, wodurch sie sich von den Halecioiden und Campanulariden, wie sich zeigen wird, ganz wesentlich unterscheiden.

1) Nirgends zeigt der Weichkörper der Gonangien der Sertulariden und Plumulariden zweierlei Individuen im Sinne eines Blastostyls und freier Knospen desselben. Auch der am vollständigsten gesonderte und gestielte Keimsack von *Sertularia* und einiger Plumularien ist schon vor seiner Abschnürung mit allen wesentlichen Teilen als integrierender Körperabschnitt des Gonanthen vorhanden, so daß die Abschnürung allein ihm den Charakter einer Knospe nicht verleihen kann. Und dies um so weniger, als der Keimsack des Gonanthen in dem Bruchsack oder wenigstens der asymmetrischen Bildung der Hydranthen aller Sertulariden und Plumulariden vorgebildet ist.

2) In der Mehrzahl der untersuchten Sertulariden und Plumulariden ist ferner der Keimsack überhaupt kein freier Anhang des Gonanthen, da er — vom Mantel ganz abgesehen — innerhalb des nicht mit abgeschnürten Ectoderms des Gonanthen eingeschlossen, also eine innere Bildung desselben bleibt. Und unter diesen Arten bilden nur die Diphasien p. p., die Aglaophenien und Antennularien mehr oder weniger abgeschnürte »innere Keimsäcke«, wogegen in einigen Gonangien von *Diphasia* und in allen von *Plumularia setacea* die Abschnürung ganz unterbleibt. Hierzu kommt *Sertularella*, deren rudimentärer »innerer Keimsack« durch eine Neubildung im Gonanthen selbst ersetzt wird.

3) Da jene überhaupt nicht abgeschnürten, im ungeteilten Gonanthen zurückbleibenden Keimsäcke mit den ersten Entwicklungsstufen

der übrigen identisch sind, so stellen sie unter allen Umständen den ursprünglichen Zustand der Gonangien dar, nämlich einen in die Gonotheca eingeschlossenen, ungeteilten polypoiden Gonanthen.

4) Dies verbindet die Gonanthen der Sertulariden und Plumulariden mit den ebenfalls polypoiden und ungeteilten Gonanthen der Athecata (S. 125, 156), schließt aber gleichzeitig die Abstammung aller dieser Gonanthen von Medusen aus.

25. Halecium tenellum var. mediterranea (Taf. XIV).

Diese Varietät ist erst von Weismann beschrieben worden (Nr. 70, S. 160—162). Die Gonangien enthalten nur je ein Gonophor, das ganz unten am Blastostyl mit kurzem Stiel entspringt. Die Deckenplatte ist anfangs breit, stülpt sich später nach innen ein und erhält eine Öffnung, über der auch die Gonotheca durchbricht. Die im Entoderm des Stammes entstehenden Keimzellen dringen in die Gonophoren ein und durchbohren dort die Grenzlamelle; eine dünne Zellenschicht überzieht den Spadix (Entodermschlauch) und die Keimzellen, und ihr schließt sich außen eine zweite Ectodermschicht an. Die erstere entspreche dem Ectoderm eines Medusenmanubrium, die andre einer Medusenglocke.

In den weiblichen Gonophoren drängt der Spadix am Scheitel die Eizellen zur Seite, »überzogen bloß vom Ectoderm. Dieses bläht sich hier durch eine — wie es scheint — gallertartige Ausscheidung zu einer pelottenförmigen Blase auf, deren Bedeutung mir nicht ganz klar wurde. Wenn die Deckenplatte sich zurückzieht und das Blastostyl schrumpft, dann legt sich diese Pelotte an Stelle der Deckenplatte dicht an die Gonotheca. Vermutlich dient sie zur Verlötung und vielleicht Durchbohrung derselben, denn bald nachher erfolgt die Befruchtung der Eier durch von außen eingedrungenes Sperma und dann verkleinert sich rasch die Pelotte und schwindet bald vollständig. Zugleich zieht sich der Spadix aus dem Gonophor zurück und die Eizellen, welche inzwischen vom Ectoderm des Manubrium ganz umwachsen worden sind, ordnen sich innerhalb der dünnen Glockenwand zu einer einzigen Säule an, um nun ihre Entwicklung zum Embryo zu beginnen«. Auch in den männlichen Gonophoren durchbohrt der anfangs allseitig von Sperma umgebene Spadix den Hoden.

Bei *Halecium halecinum*, dessen Gonangien sich ebenso verhalten,

will Weismann die Zusammensetzung der äußeren Gonophorenhülle aus drei Blättern, den Schichten der Medusenglocke, gesehen haben, und nimmt daher auch bei *Halecium tenellum* denselben Bau der Gonophoren an (Nr. 70, S. 164).

Ich habe die von Weismann beschriebene Varietät von *Halecium tenellum* ebenfalls auf *Eudendrium*-Stöckchen, die aus Neapel stammen, gefunden. Die Gonangien beiderlei Geschlechts entwickeln sich anfangs durchaus gleich, gehen aber auf den späteren Entwicklungsstufen dadurch auseinander, daß in den weiblichen Gonanthen gewisse Neubildungen auftreten, die schon auf die Campanulariden hinweisen. Die beiderlei Keimzellen stammen, wie Weismann angibt, aus dem Entoderm des Stammes.

Die jüngsten männlichen Gonangien sind birnförmig, mit einem größeren distalen Abschnitt, der von einem gleichmäßig gekrümmten Rande umschrieben ist, und mit einem kleineren, kegelförmigen proximalen Abschnitt (Fig. 285). Dann plattet sich das Gonangium etwas ab und erhält in der Haupt- und Medianebene einen scharfen Rand (Fig. 293); der konvexe obere Rand wird während des fortschreitenden Wachstums flacher und der bezeichnete distale Abschnitt verhältnismäßig kleiner, während der proximale, nunmehr annähernd dreieckige Abschnitt zum Hauptteil des Gonangium auswächst (Fig. 286, 287).

Jene jüngsten Gonangien enthalten noch keine Keimzellen, und ihr Ectoderm und Entoderm bestehen noch aus einer einzigen Epithellage, die jedoch nur im Entoderm gleichmäßig erscheint (Fig. 285). Das Ectoderm ist längs des konvexen Randes viel dicker als weiter abwärts und an der künftigen Bauchseite springt es gewissermaßen zapfenförmig gegen den Entodermschlauch vor, wodurch er dort eingeschnürt und so in zwei Abschnitte geteilt wird. Der obere breite Abschnitt gehört zur Deckenplatte, die untere Ausbuchtung zum Keimsack, und die, beide Teile verbindende Einschnürung zum Halsabschnitt. Außen zieht das ungesonderte Ectoderm allerdings noch glatt über jene vor- und einspringenden Teile des Entoderms hinweg; immerhin ist dann die Sonderung des Keimsacks wenigstens am Entoderm eingeleitet, und es ist bemerkenswert, daß dies geschieht, bevor die Keimzellen eingewandert sind und das Ectoderm differenziert ist.

Noch in einer andern Beziehung unterscheidet sich die Entwicklung des Keimsacks von *Halecium tenellum* von den entsprechenden Vorgängen der Sertulariden und Plumulariden: es fehlt sein Homo-

logon und Vorbild bei den Hydranthen von *Halecium*. Denn diese zeigen keine Spur eines Bruchsacks, wie ihn die Hydranthen der Sertulariden und Plumulariden ganz allgemein besitzen und auf die Gonanthen vererbt haben, wo er als Keimsack wieder erscheint. — Alle diese Besonderheiten in der Entstehung des Keimsacks von *Halecium* sind aber, wie sich später zeigen wird, von nicht zu unterschätzender Bedeutung.

Auf der nächstfolgenden Entwicklungsstufe vollzieht sich die Einwanderung der Spermatoblasten in die Gonanthen von *Halecium* (Fig. 286). Sie scheinen im Stiel des Gonanthen noch von allen Seiten her ins Entoderm vorzurücken; bald sammeln sie sich aber in dessen Keimsackausbuchtung und im Grunde des Entodermepithels so an, daß sie nach außen innerhalb des ursprünglichen konvexen Konturs des Entoderms und innerhalb der Grenzlamelle bleiben, nach innen aber sich immer schärfer von dem übrigen Epithel sondern und es einbuchten. Dies geschieht ferner nicht in einer geschlossenen, kappenförmigen Schicht, sondern von Anfang an in Gestalt eines Ringes, so daß das Entoderm etwas seitlich und in cylindrischer Form durch den Ring hindurch bis an das Ectoderm reicht. Dies ist das spätere apicale Ende des Entodermschlauchs, das folglich den Hoden nicht zu durchbrechen braucht, vielmehr zu jeder Zeit frei vorragt.

Die ringförmige Hodenmasse tritt also zunächst gar nicht aus dem Niveau des Entoderms hervor, durchbricht auch niemals die Grenzlamelle; dagegen entsteht zwischen dem Hoden und dem Entodermepithel eine neue Grenzlamelle, indessen die alte, den Hoden außen überdeckende Lamelle allmählich undeutlich wird, aber erst nachdem beide Lamellen einige Zeit nebeneinander bestanden haben. Die Lageveränderung des Hodens vollzieht sich also durchaus passiv.

Während das Entoderm des Keimsacks mit der Hodenanlage sich bauchig vorwölbt, und das Entoderm der Deckenplatte sich schirmförmig darüber ausbreitet, entwickelt sich die besondere ectodermale Hülle des Keimsacks. Der zapfenförmige Vorsprung des Ectoderms, der zwischen jenen Entodermteilen liegt, verwandelt sich während der Ausdehnung dieser ihn begrenzenden Teile in eine Platte, die sich in zwei Schichten spaltet; und diese Spaltung setzt sich nicht nur über den ganzen Umfang des Keimsacks, sondern auch noch darüber hinaus auf den Stiel des Gonanthen fort. Die innere Ectodermschicht überzieht also den Keimsack, und geht ohne abzusetzen in die Ectodermhülle der übrigen Teile des Gonanthen, der Deckenplatte, des Halses und des Stiels über; bei der Abschnürung des Keimsackentoderms dringt sie zusammen mit dem Ectoderm der Halsröhre als Falte zwischen die

beiden Entodermteile ein (Fig. 286, 287). Die äußere Schicht, die vom Rande der Deckenplatte entspringt und an der Halsröhre und dem Stiel sich mit dem übrigen Ectoderm wieder vereinigt, erweist sich, wie wir sehen werden, in den weiblichen Gonangien von *Halecium* ganz zweifellos als eine Tunica, wie sie in der Regel bei andern Thecaphora vorkommt; es kann also dieselbe Schicht der männlichen Gonangien nicht anders gedeutet werden. Folgerichtig muß die Ectodermschicht des Keimsacks als eine Fortsetzung des eigentlichen und einheitlichen Ectoderms des Gonanthen und der in der Mantelhöhle gelegene Keimsack von *Halecium* als freier Anhang des Gonanthen wie bei *Sertularia, Plumularia echinulata* u. a. aufgefaßt werden, anders wie die nicht freien inneren Keimsäcke von *Diphasia, Aglaophenia* und *Antennularia*.

Stellenweise habe ich allerdings Spuren einer Spaltung jenes einfachen Keimsackectoderms gesehen; doch kann diesen vereinzelten und unregelmäßigen Erscheinungen eine besondere Bedeutung nicht zugesprochen werden, und dies um so weniger, als auch einige Campanulariden ein gleiches ungeteiltes Keimsackectoderm besitzen. Regelmäßig ist also das Ectoderm des Keimsacks von *Halecium* eine einfache Schicht, an deren Außenseite sich übrigens eine deutliche Grenzlamelle befindet.

Die geschilderte Organisation des männlichen Keimsacks von *Halecium* beweist zur Genüge, daß er nicht die geringste Medusenähnlichkeit hat und keineswegs ein »reduciertes Medusoid« darstellt, wie Weismann meint. Dieser Irrtum erklärt sich wenigstens teilweise dadurch, daß Weismann die Tunica, deren Existenz er sonst nicht erwähnt, irrigerweise zum Keimsack rechnete; sonst kämen nicht einmal die bestimmt angegebenen zwei Ectodermschichten des Keimsacks heraus.

Anfangs scheint das Keimsackectoderm von *Halecium* den Entodermschlauch und die Hodenanlage glatt zu überziehen, ohne in die letztere einzudringen; auch später kann man an der intakten, dichten Hodenmasse nichts von einem Zwischengewebe erkennen (Fig. 288). Zufällig traf ich aber in einer Durchschnittsserie auf eine Stelle in einem reifen Hoden, wo die Spermatozoen aus irgendeinem Grunde auseinandergetreten waren, und da zeigte sich als Fortsetzung des oberflächlichen Ectoderms ein weitmaschiges Füllgewebe, das die ganze Dicke des Hodens durchsetzte (Fig. 289). Dies läßt sich natürlich nur so erklären, daß das oberflächliche Ectoderm allmählich in die Hodenmasse einwächst.

Die weitere Entwicklung der männlichen Gonangien von *Halecium*

ist sehr einfach. Während ihre schon erwähnte Gestaltveränderung Platz greift, und der Endabschnitt mit der Deckenplatte schmäler und flacher wird, schreitet die Abschnürung des Keimsacks fort, bis er schließlich nur noch durch einen kurzen Stiel mit dem Basalabschnitt oder vielmehr Stiel des Gonanthen zusammenhängt (Fig. 288). Zugleich streckt er sich so, daß die freie Spitze seines Entodermschlauchs an den Scheitel zu liegen kommt. Die Hodenmasse breitet sich über dem Schlauche aus und bildet zuletzt einen annähernd cylindrischen Mantel um ihn. In solchen im Umriß birnförmigen, aber immer noch mit einem scharfen medianen Rande versehenen Gonangien schwinden Deckenplatte und Hals bis auf spärliche Reste, während der von seiner Grenzlamelle scharf konturierte Keimsack den dadurch frei werdenden Raum einnimmt. Auf seinem Scheitel sehe ich eine ganz dünne Ablagerung von Gallertsubstanz der Grenzlamelle aufliegen und selbst unter Einstülpung der letzteren unregelmäßig in den Keimsack eindringen. Es könnte dies eine Verschmelzung des Scheitels des Keimsacks mit demjenigen der Gonotheca und die Eröffnung beider zum Austritt des Sperma vorbereiten.

Die weiblichen Gonangien. Anfangs zeigen sie keinen andern Unterschied von den männlichen Gonangien, als daß statt des Spermatoblastenringes eine Anzahl von Eizellen in kleinen Mulden des Entoderms eingesenkt erscheinen. Der sich frühzeitig abschnürende Bruchsack des Entoderms wird wie in den männlichen Gonangien von einer einheitlichen Ectodermschicht überzogen, die nach außen eine deutliche Grenzlamelle trägt und durch eine Spalthöhle von der äußeren Ectodermschicht getrennt ist (Fig. 290). Der Umstand, daß sich in dieser Höhle wie bei *Sertularia* und *Plumularia* Gallertschichten über dem Keimsack absondern, bezeugt schon ziemlich sicher, daß sie eine Mantelhöhle darstellt; und dies wird dadurch bestätigt, daß die äußere, sie umschließende Ectodermschicht durch ein ganz besonderes, weiter unten zu beschreibendes Merkmal sich als das Homologon der Tunica der Campanulariden ergibt. Folglich ist die einfache Ectodermschicht des Keimsacks, wie es schon für die männlichen Gonangien vorweggenommen wurde, das einfache, ungespaltene Gonanthenectoderm.

Sobald die Eizellen sich in dem abgeschnürten Keimsack vergrößern, treten sie aus dem Niveau des Entoderms heraus, werden von dem stark aufgelockerten und umfänglichen Ectoderm umwachsen und ganz in dasselbe eingebettet (Fig. 293). Bei ihrem weiteren Wachstum scheinen sie den Entodermsack sehr unregelmäßig einzubuchten. Sobald man sich aber nicht an einzelne Durchschnitte hält, sondern jenen Sack aus

der ganzen Durchschnittsserie körperlich rekonstruiert, gewinnt man eine ganz andre Vorstellung. Denn er erscheint dann so vielfach verzweigt, bisweilen sogar in zwei bis drei Äste gespalten, daß man diese so lebhaft an die Entodermschläuche von *Cordylophora* erinnernde Bildung nur auf aktive Wachstumsvorgänge des Entoderms zurückführen kann, mögen auch die großen Eizellen seine Zweige und Äste mehr oder weniger zusammendrücken (Fig. 291, 292).

Die Angaben Weismanns über die Eröffnung des weiblichen Gonangiums seien durch folgende Beobachtungen ergänzt. Die »pelottenförmige« Gallerte entsteht nicht im Ectoderm des Keimsacks, sondern über ihm, wobei der Scheitel des Keimsacks unter Verdünnung der Grenzlamelle knopfförmig hervortritt (Fig. 290). Die Vermutung Weismanns, daß der Gallertpfropf mit dem eingesenkten Scheitel der Gonotheca verschmilzt, kann ich bestätigen. Während dieses Vorgangs schwindet die Deckenplatte. Nach der Verschmelzung löst sich die Gonotheca an derselben Stelle, nämlich in der nabelförmigen Vertiefung auf, die feste, membranartige Oberschicht des Gallertpfropfs geht in die Ränder der Gonotheca über und er selbst liegt mit seiner oberen Fläche frei da, die ganze Öffnung ausfüllend (Fig. 291). Diese ganze Bildung des Gallertpfropfs dürfte aber kaum nur zur Eröffnung der Gonotheca bestimmt sein, denn eine solche erfolgt doch auch in den männlichen Gonangien, deren Gallerte doch nur rudimentär auftritt. Dagegen erklärt viel wahrscheinlicher die analoge Gallertbildung von *Plumularia setacea* auch die Gallerte in den weiblichen Gonangien von *Halecium* als eine Vorrichtung zur Einsaugung des Sperma.

Die älteren Beobachter (vgl. Hincks, Nr. 45, S. 221) geben an, daß in mehreren *Halecium*-Arten die weiblichen Gonangien je zwei vollentwickelte Hydranthenköpfchen aus dem distalen Ende des Gonanthen hervorwachsen ließen. Bei *Halecium tenellum* var. habe ich ebenso wie Weismann diese Eigentümlichkeit der Gonangien vermißt. Obgleich über die Entstehung jener Hydranthenköpfchen nichts Näheres bekannt ist, erscheint sie immerhin als ein Seitenstück zu der Verwandlung der entleerten Gonanthen von *Cordylophora lacustris* und *Rhizogeton fusiforme* in Hydranthen (S. 111) und daher als ein weiteres Zeugnis für den polypoiden Charakter der Gonanthen überhaupt und der Thecaphora im besonderen.

Dagegen ist eine andre merkwürdige Bildung der weiblichen Gonanthen, die ich bei *Halecium tenellum* var. ständig antraf, und die wohl auch bei andern Arten derselben Gattung vorkommen dürfte, bisher völlig übersehen worden. Sobald die weiblichen Gonangien von *Halecium*

tenellum sich gestreckt haben, und die Gallertmasse über dem Keimsack erschienen ist, beginnen am Basalabschnitt der Gonanthen dort, wo die Halsröhre und der Mantel entspringen, röhrige Fortsätze des Entodermschlauchs in jenen Mantel hineinzuwachsen. Es geschieht dies in der Weise, daß, wo eine solche Röhre vordringt, eine Wucherung des Ectodermmantels stattfindet und die Röhre umscheidet. Diese Röhren steigen in verschiedenen Meridianen des Mantels in die Höhe bis an die in Rückbildung begriffene Deckenplatte, wo sie meist blind enden (Fig. 291—293). Die erste Röhre schien mir in der Regel ventral gegenüber der Halsröhre zu entstehen; dazu kommen zwei seitliche Röhren. Doch ist der Verlauf keineswegs regelmäßig, indem sie nach verschiedenen Seiten ausbiegen; auch verzweigt sich die eine oder andre, wie denn auch gleichzeitig die Halsröhre des Gonanthen kurze Seitenzweige hervortreiben kann. Sobald gegen das Ende der Embryonalentwicklung der im Keimsack eingeschlossenen Eier Deckenplatte und Halsröhre der Auflösung anheimfallen, bilden sich auch die beschriebenen Röhren und der sie tragende Ectodermmantel zurück.

Diese eigentümlichen Entodermröhren kommen nun nicht etwa bloß bei den weiblichen Gonanthen von *Halecium tenellum* vor, sondern nach meinen Erfahrungen ebensowohl bei *Campanularia hincksi* und *Campanularia calyculata*. Und zwar liegen sie dort innerhalb einer ectodermalen Hülle, die nach Ursprung und Lagebeziehungen mit dem Mantel nicht nur der übrigen Campanulariden, sondern auch der Sertulariden und Plumulariden vollkommen übereinstimmt, so daß sie durchaus den Namen der »Mantelröhren« verdienen. Dadurch wird aber auch die Deutung der von solchen Röhren durchzogenen äußeren Ectodermschicht der weiblichen Gonanthen von *Halecium* und folgerichtig derselben Schicht der männlichen Gonanthen sichergestellt.

Sobald die Mantelröhren von *Halecium* fertig hergestellt sind, lassen sie sich schwer von der in denselben Mantel eingeschlossenen Halsröhre des Gonanthen unterscheiden; und alle diese Teile stellen alsdann ein einheitliches Ganzes dar, das zweifellos eine gewisse Ähnlichkeit mit einer Medusenglocke hat. Natürlich ist diese Ähnlichkeit bloß eine rein äußerliche, da weder der Mantel die zwei Ectodermschichten einer Medusenglocke besitzt, noch seine Entodermröhren (Halsröhre, Mantelröhren) alle gleichen Ursprungs sind; aber auch abgesehen davon hätte jene Ähnlichkeit schon deshalb keine Bedeutung, weil sie sich eben auf den Mantel bezieht und nicht auf den in ihn eingeschlossenen Keimsack, der für die stammesgeschichtlichen Beziehungen zu den Hydromedusen allein in Frage kommt.

Von einem medusoiden Bau ist jedoch am weiblichen Keimsack von *Halecium* nichts zu entdecken. Wenn Weismann annimmt, daß die weiblichen Keimsäcke von *Halecium tenellum* var. »eine aus drei Blättern zusammengesetzte Glockenwand besitzen«, weil er eine solche Schichtung bei *Halecium halecinum* gesehen zu haben glaubt (Nr. 70, S. 162), so bestätigt sich jene Annahme nicht; das Keimsackectoderm ist stets eine einheitliche Schicht. Und auch bei *Halecium halecinum* dürfte die Sache anders liegen als Weismann angibt, indem er den von ihm sonst nicht erwähnten Mantel, wie aus der Beschreibung hervorgeht, mit zum Keimsack gerechnet hat, und dieser Mantel, wo er verdickt und aufgelockert ist, leicht mehr als eine Schicht vortäuschen kann. — Der Irrtum endlich, daß unter den vermeintlichen drei Schichten die mittlere eine Entodermlamelle sei, bedarf nach allen vorausgegangenen Auseinandersetzungen keiner erneuten Widerlegung.

Halecium unterscheidet sich in der Gonangienbildung nicht unwesentlich von den Sertulariden und Plumulariden. Bei diesen letzteren vollzieht sich die Entwicklung des Keimsacks in der Hauptsache vor seiner Abschnürung, d. h. bevor er aufgehört hat, ein integrierender Abschnitt des ungeteilten Gonanthen zu sein; und diese enge Zugehörigkeit zum Gonanthen wird dadurch bekräftigt, daß er als Homologon des Bruchsacks der Hydranthen derselben Hydropolypen zu gelten hat. *Halecium* verhält sich in der ersteren Beziehung umgekehrt. Die Entwicklung seines Keimsacks beginnt mit einer knospenähnlichen Ausbuchtung des Entoderms an dem geweblich noch völlig indifferenten Gonanthen; und diese Indifferenz erhält sich noch während der Abschnürung, da der Keimsack alsdann keine andern Teile zeigt als der übrige Gonanth: ein einfach schlauchförmiges Entoderm mit den eingelagerten Keimzellen und ein ebenso einfaches Ectoderm. Erst später durchsetzt und umspinnt das Keimsackectoderm die Keimzellen, und dann kommt wenigstens in den weiblichen Gonangien die Verzweigung und Verästelung des Entodermschlauchs hinzu.

Durch den ganzen Verlauf dieser Entwicklung entfernt sich der Keimsack von *Halecium* vom Zustande eines differenzierten Gonanthenabschnitts, der sich nachträglich bloß abschnürt, und nähert sich dem Zustande einer aus dem Gonanthen hervorwachsenden und sich erst dann allmählich differenzierenden Knospe. Und dieser Eindruck wird noch verstärkt durch den Umstand, daß den Hydranthen von *Halecium* der Bruchsack als Vorläufer des abgeschnürten Keimsacks fehlt. Diese

beiden Eigentümlichkeiten nebst der Verzweigung und Verästelung des Entodermschlauchs in den weiblichen Keimsäcken von *Halecium* sind aber lauter Merkmale, die ebenfalls allen Campanulariden zukommen, den Sertulariden und Plumulariden jedoch fehlen; und selbst die Mantelröhren von *Halecium* finden sich nur in einigen Campanularia-Arten wieder. Daher erscheint *Halecium* gewissermaßen als Vorstufe der bereits vollkommene Gonanthenknospen und Medusen erzeugenden Campanulariden und anderseits als Bindeglied zwischen diesen und den Sertulariden und Plumulariden. Dagegen fehlt in meinen Befunden jeglicher Anhaltspunkt, um in den Keimsäcken von *Halecium* rückgebildete Medusen auch nur zu vermuten.

26. Campanularia verticillata (Taf. XIV, XV).

Die bisher noch nicht näher untersuchten Gonangien dieser Campanularie sitzen in wirtelförmigen Gruppen am Stamm, sind im ausgewachsenen Zustande flaschenförmig und in beiden Geschlechtern von einem eigentümlich verschiedenen inneren Bau.

Die jüngsten männlichen Gonangien erweitern sich vom kurzen Stiel aus kegelförmig und besitzen eine eingesenkte Endfläche, an der die Gonotheca sehr dünn bleibt (Fig. 294). Die Gonanthen füllen anfangs das Gonangium ganz aus. — Ähnlich wie bei *Halecium* zeigt sich der Keimsack unsrer *Campanularia* sehr früh als Anhang des Gonanthen, nämlich bevor die Spermatoblasten das Entoderm des Basalabschnitts des Gonanthen verlassen haben, wohin sie aus deren Stiel und wie mir scheint, aus dem Stamm des Polypen gelangen. Das Entoderm des Keimsacks bildet alsdann eine breite aber flache Tasche, die vom Entoderm der Deckenplatte nur durch einen engen Zwischenraum getrennt ist, den eine Fortsetzung des Ectoderms einnimmt. Diese letztere ist aber so gespalten, daß ein Blatt dem Entoderm der Deckenplatte, das andre jener Keimsacktasche anliegt, die Spalthöhle aber nach außen geschlossen ist, indem das einfache Ectoderm des Gonanthen glatt über den Rand jener Höhle und die Keimsacktasche hinzieht.

Dasselbe habe ich noch an etwas älteren Gonangien angetroffen, deren Spermatoblasten bereits in den Keimsack einzuwandern begonnen hatten; denn in einer Serie schräger Durchschnitte, die gleichzeitig die Deckenplatte und den Keimsack getroffen hatten, zeigt sich der Verschluß der Spalthöhle nach außen ebenso deutlich wie das einfache ursprüngliche Ectoderm an der Außenseite der Entodermtasche (Fig. 295). Doch ist es an denselben Durchschnitten nicht

zu verkennen, daß die genannte Spaltung des Ectoderms zwischen Deckenplatte und Keimsack sich eben anschickt, auf die Außenseite des Keimsacks vorzurücken und ihm auf diese Weise eine eigne Ectodermschicht zu schaffen. Nach einiger Zeit ist diese Spaltung im ganzen Umfange des Keimsacks vollendet, und zwischen beiden Ectodermschichten eine scharf ausgeprägte Grenzlamelle gebildet, die auch dort, wo die Schichten dicht aneinanderliegen, sie zu unterscheiden gestattet. — Unterdessen schreitet die Abschnürung des Keimsacks an seiner Dorsalseite bis an den dünnen Stiel des Gonanthen fort, ohne daß eine entsprechende Abschnürung von unten her erfolgt.

Die Übereinstimmung dieser Entwicklungsvorgänge mit denen, die sich in den männlichen Gonangien von *Halecium* abspielen, liegt auf der Hand. Die erste Sonderung des Keimsacks von *Campanularia verticillata* gleicht ebenso wie diejenige von *Halecium* insofern einer Knospung, als er sich nicht im ungeteilten Gonanthen differenziert und erst darauf abschnürt, sondern als völlig indifferenter Taschenanhang des Gonanthen entsteht und erst während der fortschreitenden Abschnürung seine definitiven Teile entwickelt. Auch die Spaltung des Ectoderms an den Gonanthen von *Campanularia verticillata* erzeugt dieselben Schichten wie bei *Halecium*. Denn die Spalthöhle der ersteren füllt sich in den weiblichen Gonangien ebenfalls mit einem Gallertkegel (Fig. 302) und erweist sich dadurch als eine Mantelhöhle; folglich ist die äußere Ectodermschicht eine Tunica, und die innere, den Keimsack einhüllende das eigentliche ungeschichtete Ectoderm, das am Stiel des Keimsacks vom Gonanthen auf diesen übergeht.

Mit dem ganzen Gonangium wachsen und strecken sich auch seine Hauptteile, der Gonanth mit seinem Mantel und der darin eingeschlossene Keimsack (Fig. 296). Frühzeitig schrumpft die Halsröhre zu einem Strange zusammen und beginnt zu atrophieren; viel später zieht sich das distale Ende des Gonangium zusammen, wobei der scharfe Rand der Gonotheca verschwindet und nur der innerhalb desselben befindliche Scheitel mit der daran haftenden Deckenplatte in das schmale Endstück übergeht (Fig. 299). Endlich löst sich auch die Deckenplatte von der Gonotheca ab, um wie in andern ähnlichen Gonangien sich allmählich aufzulösen.

Die innere Entwicklung des männlichen Keimsacks von *Campanularia verticillata* beginnt damit, daß der platte Entodermschlauch Einbuchtungen erhält, die zuerst in seiner oberen Hälfte zu einer Spaltung in drei aufsteigende Röhren führen (Fig. 296). Sie entspringen oft in ungleicher Höhe, so daß tiefere Querdurchschnitte alsdann nur zwei

Lichtungen zeigen; weiter oben habe ich stets drei Röhren angetroffen (Fig. 297). Unterhalb ihres Ursprungs laufen ihre Lichtungen in Rinnen des ungeteilten Entodermschlauchs aus, die durch mehr oder minder deutliche Längsfalten oder Täniolen getrennt sind (Fig. 298). Diese drei Entodermröhren spalten sich allmählich abwärts bis zur Wurzel des Keimsacks voneinander ab, indem die Täniolen über der Rinne zusammenfließen, und treten während seines Wachstums immer weiter auseinander; dabei können sie an ihrer Außenseite von dem Ectoderm überzogen bleiben oder es so verdrängen, daß sie die Grenzlamelle berühren (Fig. 297).

Der durch das Auseinandertreten der Entodermröhren entstandene und sich allmählich vergrößernde centrale Zwischenraum zwischen ihnen wird beständig von der Hodenmasse ausgefüllt. Die in den Entodermschlauch des Keimsacks eingewanderten Spermatoblasten sammeln sich an der Basalseite des Epithels an, um es dann in ähnlicher Weise zu verlassen, wie ich es von *Aglaophenia pluma* beschrieb (S. 165). Dies geschieht aber nicht gleichmäßig im ganzen Umfange des Entodermschlauchs und weiterhin seiner drei Äste, sondern in Anpassung an die von den letzteren freigelassene und von dem Ectoderm überdeckten Zwischenräume. Daher füllt die Spermatoblastenmasse zuerst die Einbuchtungen aus, die zwischen den in Trennung begriffenen Entodermröhren entstehen und nach vollendeter Trennung den centralen Hauptraum zwischen den drei Röhren, ohne diese außen zu umgreifen. Offenbar bestimmt also das selbständig wachsende Entoderm die Verteilung der Hodenmasse und insbesondere seine Einwanderung von der Peripherie in das Innere des Keimsacks.

Gleichzeitig mit dem Austritt der Spermatoblasten aus dem Entoderm, wobei sie zwischen das letztere und die Ectodermhülle des Keimsacks gelangen, lösen sich von der letzteren einzelne Zellen ab, dringen zwischen die Spermatoblasten ein und stellen so ein das Spermarium durchsetzendes netzartiges Füllgewebe her, das sich auch später an Stellen, wo die Spermazellen fehlen, deutlich nachweisen läßt (Fig. 299). So gelangen die männlichen Keimzellen aus dem Entoderm in das Ectoderm, das wiederum der Keimmasse folgend, zwischen den Entodermröhren bis ins Innere des Keimsacks vorrückt. Doch trennt sich das den Hoden durchsetzende ectodermale Füllgewebe ebensowenig wie bei *Halecium* von der an der Außenseite des Keimsacks zurückbleibenden Ectodermhülle ab: eine Sonderung von Außenectoderm und Innenectoderm findet bei *Campanularia verticillata* nicht statt.

Es verdient noch erwähnt zu werden, daß ich an einem männlichen Gonangium eine große Anzahl dichtgedrängter Spermatoblasten in dem ventralen Abschnitt des Mantels antraf, so daß er dort merklich verdickt erschien. Daß sie dort zur weiteren Entwicklung und Umbildung in reifes Sperma hätten gelangen können, halte ich für ausgeschlossen; vielmehr scheint mir da der analoge Fall von fehlgegangenen Keimzellen vorzuliegen, wie in den Corbulae der *Aglaophenia*, wo ganz regelmäßig zahlreiche Eizellen in die Rippen einwandern, um dort früher oder später zugrunde zu gehen.

Von den weiblichen Gonangien der *Campanularia verticillata* habe ich leider nur vorgeschrittenere Entwicklungsstufen untersuchen können. Die äußere Gestalt war flaschenförmig; der ovale Keimsack nahm die zwei unteren Dritteile des Gonangium ein und saß wie die männlichen Keimsäcke gerade auf dem Stiel des Gonanthen, von dem auch die lange Halsröhre ausging (Fig. 302). Diese und die Deckenplatte zeigten sich in verschiedenen Graden der Rückbildung. Der Mantel stand namentlich über dem Keimsack recht weit von ihm ab, und der letztere war durch eine deutliche Grenzlamelle von der Mantelhöhle getrennt. Auf dem Scheitel des Keimsacks erhob sich ein Gallertkegel, von dessen Basis eine ganz dünne Fortsetzung sich über den Keimsack abwärts erstreckte. In den ältesten Gonangien nahm dieser Gallertkegel oft beinahe die ganze Mantelhöhle ein und reichte bis dicht an das Rudiment der Deckenplatte (Fig. 306); ich halte es daher für wahrscheinlich, daß er zuletzt wie ein Pfropf in die Öffnung des Gonangium einwächst (vgl. *Halecium*).

Der Keimsack besteht aus dem Entodermschlauch, den ihm angeschlossenen Eizellen und dem diese Teile umhüllenden Ectoderm. — Der Entodermschlauch ist an seiner Wurzel durch drei bis vier Täniolen eingekerbt und teilt sich darüber in ebensoviele Äste, die aus den Magenrinnen zwischen den Täniolen aufsteigen (Fig. 305, 306). Sie durchziehen den Keimsack der Länge nach und halten sich dabei meist an die Außenwand (Fig. 300, 301). Diese Entodermäste sind aber nicht gerade und gleichmäßig cylindrisch wie in den männlichen Keimsäcken, sondern unregelmäßig gekrümmt, von verschiedener Länge und hier und da mit kurzen Seitenzweigen besetzt. Kurz, diese Entodermäste des weiblichen Keimsacks von *Campanularia verticillata* haben die größte Ähnlichkeit mit denen der weiblichen Gonanthen von *Cordylophora lacustris*.

Die Eizellen sind in der Regel mit einer Seite einer Entodermröhre unmittelbar angeschlossen und werden nur an den übrigen Seiten,

also niemals allseitig vom Ectoderm umscheidet. Diese bei den gonangienbildenden Thecaphoren ungewöhnliche Lagerung der Eizellen zwischen Ectoderm und Entoderm könnte die Frage veranlassen, zu welcher von beiden Schichten sie zu rechnen sind? — Ihre Keimstätte ist mir nicht bekannt; ich halte sie aber nach dem Ausweis der meisten Thecaphora und namentlich andrer Campanulariden (*Campanularia flexuosa*, *Campanularia calyculata*) für eine entodermale. Daß sie in den älteren Gonangien von *Campanularia verticillata* durch eine Grenzlamelle vom Entodermepithel getrennt sind, beweist noch keineswegs, daß dies die ursprüngliche Grenzlamelle ist, die sie durchbrechen, um so in den Bereich des Ectoderms zu kommen; denn von dem Ectoderm sind sie ebenfalls durch eine Grenzlamelle getrennt. Und da sie nicht allseitig vom Ectoderm umschlossen werden, was bei den meisten andern Hydropolypen die ectodermale Lage der aus dem Entoderm stammenden Eizellen unzweideutig bezeugt, so bleibt die aufgeworfene Frage für *Campanularia verticillata* ebenso unentschieden wie für andre noch zu erwähnende Thecaphora.

Das Keimsackectoderm der weiblichen *Campanularia verticillata* weicht in merkwürdiger Weise von demjenigen der männlichen Keimsäcke derselben Art ab. Unter den mir vorliegenden weiblichen Gonangien konnte ich, obgleich sie sämtlich der Reife nahe waren, immerhin zwei Altersstufen unterscheiden, indem einige von ihnen noch mit einer deutlichen Deckenplatte und Halsröhre versehen waren, die andern statt dessen nur strangförmige Reste beider Teile besaßen, also entschieden älter waren als die ersteren (Fig. 305, 306). Der Keimsack war in allen Gonangien von einer starken Grenzlamelle umschlossen, und die Entodermröhren berührten mit seltenen Ausnahmen diese Lamelle unmittelbar, so daß eine ununterbrochene Ectodermschicht an der Außenseite des Keimsacks nicht bestand. Alle übrigen peripherischen und centralen Zwischenräume zwischen den Entodermröhren mit den ihnen angeschlossenen Eizellen wurden vom Ectoderm eingenommen, das jedoch in den beiderlei Gonangien sich verschieden verhielt.

In der unteren Hälfte der jüngeren Keimsäcke füllte es jene Räume größtenteils als dichte Masse aus (Fig. 300); an der Peripherie war es jedoch stellenweise so ausgehöhlt, daß der Hohlraum von einer epithelartigen Ectodermschicht ausgekleidet war. In der oberen Hälfte derselben Keimsäcke erstreckte sich die Aushöhlung auch auf die centralen Teile des Ectoderms; doch war die epitheliale Wandbekleidung vielfach unregelmäßig, stellenweise verdickt und ohne eine glatte Oberfläche. — In den älteren Gonangien (Fig. 301) war die Aus-

höhlung des Keimsackectoderms in allen Teilen so weit fortgeschritten, daß sich nur noch in einigen Zwickelräumen verdickte Stellen des Epithels und gelegentlich die Höhlung durchsetzende Scheidewände vorfanden.

Aus dem Vergleich dieser beiden Entwicklungsstufen der weiblichen Keimsäcke von *Campanularia verticillata* darf man schließen, daß ihr Ectoderm ursprünglich durchweg eine solide Masse bildete, die sich von oben nach unten fortschreitend in der angegebenen Weise aushöhlt. Diese Annahme erhält ihre Bestätigung durch die Befunde bei *Campanularia hincksi* (s. u.), wo ich die allmähliche Aushöhlung des Keimsackentoderms in jüngeren Gonangien feststellen konnte. Ebenso bestimmt läßt sich behaupten, daß das Ectoderm der weiblichen Keimsäcke von *Campanularia verticillata* anfangs die ganze Außenseite des Sacks, also auch der Entodermröhren ununterbrochen überzieht und erst nachträglich die bezeichneten Unterbrechungen durch jene Röhren erfährt. Denn nicht nur die beobachteten männlichen Keimsäcke derselben Species, sondern überhaupt alle bisher untersuchten Keimsäcke der Thecaphora besitzen gleich nach ihrer Sonderung vom Gonanthen einen solchen zusammenhängenden ectodermalen Überzug; und auch in den beschriebenen weiblichen Keimsäcken von *Campanularia verticillata* wird, wie schon angedeutet, eine oder die andre Entodermröhre vom ausgehöhlten Ectoderm ganz umfaßt und von der Grenzlamelle getrennt, was doch wohl nur als Rest seiner ursprünglichen Ausbreitung gelten darf. Wenn man also die Unterbrechungen der oberflächlichen Ectodermschicht des Keimsacks, wo sie wie z. B. gerade in den männlichen Keimsäcken unsrer Species vorkommen, als sekundäre Bildungen kennt, so muß dasselbe auch für die gleiche Erscheinung an den weiblichen Keimsäcken gelten.

Läßt man daher bei der Deutung der Teile und ihrer Zustände die sekundären Abänderungen billigerweise unberücksichtigt, so muß man das ganze ungeteilte Ectoderm der weiblichen Keimsäcke ebenso auffassen wie dasjenige der männlichen, nämlich als eine kontinuierliche Außenschicht derselben, von der während der Entwicklung der inneren Zwischenräume Fortsetzungen in diese hineinwuchsen, genau so wie das Füllgewebe in den Hoden eindringt. Erst in der Folgezeit zeigt sich die Besonderheit der weiblichen Keimsäcke darin, daß ihr Ectoderm sich durchweg aushöhlt; und da es zugleich ebenso wie in den männlichen Keimsäcken an der Außenseite der Entodermröhren in der Regel verschwindet, unterbrochen wird, erscheint es wie ein Sack, in den die Entodermröhren mit den Eizellen von außen eingesenkt sind.

Von einer Zweischichtung dieses Ectoderms kann man aber nicht reden.

Vergleichen wir nun die Keimsäcke von *Campanularia verticillata* nach ihrer Organisation mit denen der vorstehend beschriebenen Thecaphora, so fällt vor allem die Verästelung des Entodermschlauchs bei *Campanularia verticillata* auf. Die meisten jener Thecaphora besitzen in ihren Keimsäcken ganz einfache Entodermschläuche, die nur im weiblichen Geschlecht durch die auswachsenden Eizellen unregelmäßig eingebuchtet werden. Ausnahmen traf ich nur bei *Plumularia echinulata* und *Halecium*. Es ist klar, daß die terminale Spaltung des Entodermschlauchs in den männlichen Keimsäcken von *Plumularia echinulata* (Fig. 256) nicht von den andrängenden Spermatoblasten herrühren kann; denn unter ganz gleichen Umständen fehlt diese Verästelung allen übrigen männlichen Keimsäcken. Sie muß daher ihre Ursachen im Entodermschlauch selbst haben. Noch bestimmter tritt die selbständige Entwicklung des verzweigten und bisweilen in zwei bis drei Äste gespaltenen Entodermschlauchs bei den weiblichen *Halecium* hervor (Fig. 291); und bei *Campanularia verticillata* besteht vollends kein Zweifel, daß ihre drei bis vier teilweise ganz glatten, peripherischen Entodermröhren in allen Keimsäcken beider Geschlechter aus einem bestimmt gerichteten Wachstum des Entoderms selbst hervorgehen.

Nach der bisherigen Auffassung (Allman, Weismann) ist jeder Entodermschlauch eines Gonanthen (Athecata) oder eines Keimsacks (Thecaphora) ein einfacher oder verzweigter »Spadix«, und zwar im Sinne einer Homologie mit dem Spadix echter Medusen. Ich habe schon mehr als einmal Gelegenheit gehabt, diese Ansicht für die einfachen Schläuche zu widerlegen (S. 66, 76, 85, 94, 128); ebensogut läßt sich aber nachweisen, daß der in mehrere Röhren gespaltene Entodermschlauch der Keimsäcke von *Campanularia verticillata* mit einem verzweigten Spadix nichts gemein hat. Dies ergibt sich schon aus der folgenden Überlegung. Wollte man nämlich jenes Keimsackentoderm unsrer *Campanularia* für einen modifizierten Spadix erklären, so folgte daraus, daß der ganze Keimsack, der nur aus diesem angeblichen Spadix und dem die Keimzellen einschließenden oder sie überdeckenden ungeschichteten Ectoderm besteht, lediglich einem isolierten keimtragenden Manubrium entspräche, ohne die geringste Andeutung einer ihn umgebenden Glockenhöhle und Umbrella. In einem solchen Manubrium würde aber niemand die Elemente eines Medusenbaues, geschweige ein Zeugnis für seine Abstammung von einer Meduse und für die Homologie

seiner Entodermteile mit einem Spadix erblicken wollen. Die Untersuchung des fertigen Keimsacks von *Campanularia verticillata* liefert also für diese angebliche Homologie ein durchaus negatives Ergebnis. Anderseits führt uns aber die vergleichende Entwicklungsgeschichte beider Keimbehälter, jenes Keimsacks und einer vollkommenen Hydromeduse und zunächst ihres Entoderms, zu einem ganz andern, positiven und befriedigenden Resultat.

Die jüngste, noch völlig indifferente Medusenknospe stimmt mit der ersten Anlage des Keimsacks von *Campanularia verticillata* durchaus überein: beide erscheinen als gestielte Ausstülpungen der zweischichtigen Wand ihres polypoiden Trägers, mit einem einfachen Entodermschlauch und einer ihn überziehenden Ectodermschicht. In der Medusenknospe wachsen darauf die Radialschläuche aus dem Scheitel des Entodermschlauchs hervor, in die dieser Schlauch in der Folgezeit größtenteils aufgeht, so daß man sie als eine Zerspaltung oder Verästelung desselben bezeichnen kann. Genau dasselbe findet bei *Campanularia verticillata* statt, wenn man davon absieht, daß die Zahl der Äste in der Regel etwas abweicht (drei statt vier). In beiden Fällen liegen ferner die Äste oder Entodermröhren peripher um einen centralen, von ectodermalen Teilen und Keimzellen ausgefüllten Raum, wobei das Fehlen eines Spadix im Keimsack von *Campanularia* gar nicht in Betracht kommt; denn er gehört keineswegs zu den fundamentalen Teilen einer Hydromeduse, wie schon sein spätes Auftreten in der Medusenknospe, noch mehr aber der Umstand beweist, daß er in sonst vollkommenen Medusen ohne jede Andeutung einer Rückbildung fehlen kann (s. *Campanularia calyculata* u. a.).

Nun könnte man allerdings die Ähnlichkeit der Radialschläuche der Medusen und der Entodermröhren von *Campanularia verticillata* für eine rein zufällige, äußerliche erklären; ich glaube jedoch nachweisen zu können, daß auch der Ursprung beider Bildungen derselbe ist.

Für die Medusen der Athecata habe ich es festgestellt, daß ihre Radialschläuche aus Fortsetzungen und Umbildungen der Täniolen und der dazwischenliegenden Magenrinnen hervorgehen; und da die Medusenknospen irgendwie, direkt oder indirekt aus Hydranthen entstanden sind, deren Köpfchen bei den Athecata bekanntlich ebensolche Täniolen besitzen, so war die Homologie dieser gleichen Bildungen und die Zurückführung der Radialschläuche auf die Täniolen ziemlich evident (S. 10). Ebenso wie die Radialschläuche entstehen die Entodermröhren in den Gonanthen von *Cordylophora lacustris*; und da diese Gonanthen ebenfalls von Hydranthen abgeleitet werden müssen,

so sind jene Röhren mit den Radialschläuchen gleichen Ursprungs, ihnen homolog (S. 109).

Eine Übertragung dieser Ergebnisse auf die Thecaphora wäre nun kaum angängig, wenn die bisher nicht beanstandeten Angaben Hamanns (Nr. 36, S. 36) sich bestätigten, daß die Hydranthen dieser Hydropolypengruppe keine Täniolen besäßen. Ich habe nun aber im Gegenteil gefunden, daß die Hydranthen aller hier besprochenen Thecaphora, also doch wohl allgemein ebenfalls gut ausgeprägte Täniolen und Magenrinnen besitzen (Fig. 303, 304, 312, 367), so daß die Radialschläuche der Medusen und die mehrfachen Entodermröhren der Keimsäcke der Campanulariden nicht weniger als die entsprechenden Teile der Athecata gleichen Ursprungs und angesichts der gleichen Lage echte Homologa sind, wofür noch weitere direkte Beweise bei den Campanularien erbracht werden sollen.

Die mehrfachen Entodermröhren der Keimsäcke von *Campanularia verticillata* und aller gleichgebildeten Keimsäcke entsprechen tatsächlich den Radialschläuchen der Medusen, weshalb weder der einfache, noch der geteilte (verzweigte) Entodermschlauch der Keimsäcke überhaupt als Spadix bezeichnet werden kann.

Nun ist aber mit der eben erläuterten Homologie der entodermalen Hauptteile der Medusenbau derselben Keimsäcke noch keineswegs erwiesen; dazu fehlt noch der Nachweis eines von den Entodermästen umgebenen Glockenkerns, sowie eines Außenectoderms (Exumbrellarepithels).

In den männlichen Keimsäcken von *Campanularia verticillata* gibt es anfangs nur eine einfache äußere Ectodermhülle, von der aus später Fortsätze zwischen den Entodermröhren ins Innere und in die Hodenmasse vordringen (Fig. 297, 298). Allerdings wird dabei jene Ectodermhülle an der Außenseite der Entodermröhren unterbrochen und dadurch die notwendige Kontinuität eines Exumbrellarepithels aufgehoben. Dies ist aber jedenfalls ein Rückbildungsprozeß, der für den Vergleich nicht in Frage kommt. Um so schwerer fällt dagegen ins Gewicht, daß eine Trennung des ganzen Keimsackectoderms in eine außen zurückbleibende, exumbrellare und eine den Binnenraum durchsetzende glockenkernähnliche Schicht nach meinen Beobachtungen nicht zustande kommt. Damit entfällt natürlich von vornherein jede Möglichkeit eines Vergleichs des einheitlichen Ectoderms jener Keimsäcke mit den ectodermalen Teilen einer Meduse. Denn es ist in dieser Hinsicht jede Annahme einer Rückbildung ausgeschlossen, wie sie

bezüglich der diskontinuierlichen Außenhülle besteht: die vermißte Trennung existiert anfangs ebensowenig wie später.

Bei den männlichen *Campanularia verticillata* existiert ein Glockenkern-Homologon nicht einmal in der Form eines soliden Innenectoderms wie bei *Cordylophora*; es wiederholen sich in dieser Beziehung bei unsrer *Campanularia* vielmehr die Verhältnisse von *Halecium*. Und dieses Ergebnis wird durch die Untersuchung der weiblichen Keimsäcke derselben *Campanularia* vollends bestätigt.

Allerdings erinnert das Ectoderm dieser weiblichen Keimsäcke, da es einen innerhalb der Entodermröhren (Radialschläuche) gelegenen Hohlraum allseitig umschließt, lebhaft an eine Glockenhöhle mit ihrem Subumbrellarepithel (Fig. 301); dieser Vergleich verbietet sich aber trotzdem aus sehr naheliegenden Gründen. Erstens schließt er ein Exumbrellarepithel, ohne das eine Meduse natürlich nicht gedacht werden kann, vollständig aus, da eben das ganze vorhandene Ectoderm für die Bildung des fraglichen Subumbrellarepithels in Anspruch genommen ist. Zweitens beruht das Bild eines innerhalb der Entodermröhren liegenden, sackförmigen Glockenkerns gerade auf einer täuschenden Rückbildung, da es nur durch die sekundäre Unterbrechung des Ectoderms an der Außenseite der Entodermröhren zustande kommt. Ohne diese Rückbildung, also normalerweise, müßte das vermeintliche Subumbrellarepithel, entgegen jeder Homologie mit einem richtigen Subumbrellarepithel, die Entodermröhren außen umschließen; und in der Tat finden sich, wie schon erwähnt, gelegentlich solche Stellen, wo das Ectoderm, selbst mit einer Fortsetzung seiner Höhlung, eine Entodermröhre umscheidet (Fig. 300). So wäre also die Ähnlichkeit des ausgehöhlten weiblichen Keimsackectoderms von *Campanularia verticillata* mit einem Glockenkern nur die Folge einer sekundären Um- und Rückbildung, eine Homoidie, während seine ursprünglichen Verhältnisse jeden solchen Vergleich schlechtweg ausschließen.

Sobald aber Homologa der ectodermalen Hauptteile einer Hydromeduse fehlen, so kann trotz der vorhandenen Homologa der Radialschläuche von einem Medusenbau in den weiblichen Keimsäcken von *Campanularia verticillata* so wenig wie in den männlichen die Rede sein.

Dabei soll keineswegs geleugnet werden, daß die besprochene Aushöhlung des Keimsackectoderms unter gewissen Bedingungen zu einer wirklichen Medusenbildung führen kann, wie es auch in der Tat in dem

folgenden, *Campanularia hincksi* behandelnden Kapitel ersichtlich werden wird. Bei *Campanularia verticillata* ist dieses Ziel jedoch nicht erreicht, und nichts deutet an, daß die vermißten Teile durch eine regressive Metamorphose verloren gegangen und die Keimsäcke dieses Hydropolypen wenigstens zurückgebildete Medusen seien. Um eine solche Annahme aus den vorliegenden Befunden zu stützen, müßten mindestens auf den ersten Entwicklungsstufen des Keimsacks Reste einer medusoiden Differenzierung seines Ectoderms vorhanden sein; dies ist nicht der Fall und es wird sich später zeigen, daß auch keine allgemeinen Gründe für jene Annahme bestehen.

27. Campanularia hincksi (Taf. XV).

Das mir vorliegende, aus Neapel stammende Stöckchen weicht nur darin von der Diagnose der *Campanularia hincksi* (Hincks Nr. 45, S. 162) ab, daß die Streifung an der Hydrotheca der Polypen fehlt. Im übrigen besitzt es die durch basale Ringelung charakterisierten, unverzweigten Hydranthen mit dem gezähnten Rand an der Hydrotheca und die aus der Hydrorhiza sich erhebenden, kurz gestielten und schwach geringelten Gonangien. Die letzteren waren becherförmig mit frühzeitig eingebuchteter Endfläche (Fig. 307, 308). Die Gonotheca ist an dieser Endfläche anfangs dünn und löst sich an den reifen Gonangien auf, wodurch diese geöffnet werden. — Das Stöckchen war ein männliches, und seine sämtlichen Gonangien waren bereits so weit entwickelt, daß die Spermatoblasten ihre Reifungsstätte im Ectoderm einnahmen, und über ihre Keimstätte nichts zu eruieren war. Ebenso konnte die Entwicklung der meisten übrigen Teile der Gonangien nur nach Analogie mit den ganz ähnlichen Bildungen bei *Campanularia verticillata* und bei *Halecium* erschlossen werden.

Die jüngsten Gonangien meiner *Campanularia hincksi* enthielten einen Gonanthen mit einem bereits gestielten Keimsack (Fig. 307). Die sehr breite und weite Deckenplatte war der Gonotheca in gewöhnlicher Weise angeschlossen und setzte sich in eine dünne Halsröhre fort; unter dem annähernd kugligen, in eine Mantelhöhle eingeschlossenen Keimsack befand sich noch ein stielförmiger Basalabschnitt des Gonanthen mit unregelmäßig verdicktem Ectoderm. Doch habe ich auch an den folgenden Entwicklungsstufen niemals unzweideutige Anzeichen für die Bildung eines zweiten Keimsacks gesehen.

Der verhältnismäßig dicke Mantel hatte dieselbe merkwürdige Bildung wie in den weiblichen Gonangien von *Halecium*, indem dort,

wo die Halsröhre in ihn eintrat, noch weitere drei bis vier Kanäle aus dem Entoderm des Gonanthenstiels in ihn eindrangen und ihn bis gegen die Deckenplatte hin durchsetzten. Auf Querdurchschnitten liegen diese Mantelröhren in ziemlich gleichen Abständen voneinander (Fig.309, 310). Der Keimsack ist von einem ununterbrochenen, von dem noch zu beschreibenden Innenectoderm völlig getrennten zarten Außenectoderm umhüllt, das sich häufig abhebt und dem Mantel anlagert. Im Innern enthält der Keimsack vier peripher gestellte, zunächst noch recht kurze und weite Entodermröhren, die aber regelmäßig mit drei Wurzeln entspringen, von denen eine sich etwas höher in zwei Äste spaltet. Sie liegen mit einem Teil ihrer Außenseite dem Außenectoderm an, und wenn dieses abgehoben ist, bleiben sie an derselben Stelle unbedeckt und werden niemals vom Innenectoderm ganz umschlossen.

Die übrigen Teile des Keimsacks derselben jüngeren Gonangien von *Campanularia hincksi*, nämlich das Spermarium und das Innenectoderm, zeigten sich mir in Form- und Lagebeziehungen, die allerdings an die entsprechenden Bildungen von *Campanularia verticillata* anknüpfen, aber durch gewisse, an sich beschränkte Abänderungen dennoch einen bedeutsamen Entwicklungsfortschritt inaugurieren. Der Entodermschlauch jener jüngeren Gonangien ist unterhalb seiner Teilung dreifach eingebuchtet, so daß seine Lichtung drei durch Falten (Täniolen) getrennte Rinnen zeigt (Fig. 309); der Boden jeder Rinne berührt das Außenectoderm, während zwischen ihm und jeder Täniole ein Zwischenraum entsteht, der von Spermatoblasten eingenommen ist. Über der Teilung des Entodermschlauchs fließen jene drei unteren Zipfel der Spermatoblastenmasse zwischen den Entodermröhren centralwärts zusammen, so daß diese bis auf die erwähnte freie Außenseite in jene Masse eingesenkt erscheinen. Diese Bilder erinnern durchaus an die männlichen Keimsäcke von *Campanularia verticillata*, und der Unterschied, daß das Außenectoderm von *Campanularia hincksi* von dem Spermarium und dem darin bereits nachweisbaren interstitiellen Innenectoderm deutlich getrennt ist, erscheint zunächst nicht sehr bedeutend. Nach einigen weiteren Schnitten verändert sich aber das Bild gründlich.

In dem Querdurchschnitt Fig. 310 ist das Spermarium im Centrum und in zwei Interradien noch durchaus solid und läßt das genannte Innenectoderm noch nicht hervortreten. In den zwei andern Interradien ist aber die Hodenmasse von außen her so eingebuchtet oder eingekerbt, wie ich es von den ersten Anfängen der Aushöhlung des Keimsackectoderms der weiblichen *Campanularia verticillata* beschrieb. Endlich erscheinen in der oberen Hälfte derselben Keimsäcke von *Campanularia*

hincksi gleiche Einkerbungen in den übrigen Interradien und dringen bis zum Centrum vor, wo sie sich zu einem einheitlichen Hohlraum vereinigen, was dann in etwas älteren Gonangien durch den ganzen Keimsack hindurchgeht (Fig. 311). Doch besteht ein sehr wesentlicher Unterschied zwischen dieser Aushöhlung und derjenigen von *Campanularia verticillata*; denn während der Hohlraum im letzteren Fall bis zur äußersten Ectodermschicht hindurchgeht und dadurch die Sonderung eines geschlossenen Außen- und Innenectoderms hintanhält (S. 183 ff.), wird er bei *Campanularia hincksi* schon in seinen ersten Anfängen interradial von einer dünnen epithelialen Schicht des Innenectoderms, die sich von der freien Oberfläche des Spermarium abhebt, gewölbeartig überdeckt und vom Außenectoderm getrennt. Und in demselben Maße, als durch die fortschreitende Aushöhlung das Spermarium auch im Inneren freie Flächen erhält, zeigt sich auch an diesen eine feste, glatte Decke, die freilich kein selbständiges Plattenepithel, sondern nur der äußere Abschluß des das Spermarium durchziehenden Füllgewebes ist.

Durch die beschriebene Aushöhlung des ursprünglich soliden Hodens wird er in vier Streifen geteilt, von denen jeder eine Entodermröhre rinnenförmig umgreift und an seiner freien Fläche epithelartig abgeschlossen ist. An die Ränder dieser rinnenförmigen radialen Hoden schließen sich die interradialen Epithelstreifen des Innenectoderms an, die den im Durchschnitt kreuzförmigen Hohlraum gegen das Außenectoderm abschließen. Ein gleicher Abschluß findet sich auch am Scheitel des Keimsacks; denn dort, wo die Hoden aufhören, nämlich in der Höhe, wo der Keimsack sich gegen sein oberes Ende zu verjüngen beginnt, bildet eine Fortsetzung der genannten interradialen Epithelstreifen des Innenectoderms ein Gewölbe über der Höhle, dem sich auch das Außenectoderm in gleicher Form anschließt (Fig. 308). Man kann daher das ganze Innenectoderm in der Tat als einen innerhalb des blasenförmigen Außenectoderms gelegenen, ebenfalls allseitig geschlossenen Sack betrachten, dessen Wand in den vier Radien durch die eingelagerten Spermatoblasten außerordentlich verdickt und durch die Entodermröhren eingebuchtet ist, interradial jedoch ein dünnes Plattenepithel bleibt.

An den älteren Gonangien von *Campanularia hincksi*, deren Keimsack sich verlängert und verhältnismäßig verschmälert hatte, sah ich von jeder Entodermröhre einen zipfelförmigen Fortsatz über das Ende des Hodens hinaus in das beschriebene Gewölbe hineinreichen. Im übrigen war aber auch an den ältesten von mir gesehenen Gonangien,

deren Deckenplatten schon aufgelöst waren, der geschilderte Zustand der Keimsäcke noch unverändert.

Nach der vorausgegangenen Besprechung der Keimsäcke von *Campanularia verticillata* kann ich mich bei einem Vergleich der letzteren mit den Keimsäcken von *Campanularia hincksi* im allgemeinen kurz fassen. Die Homologie der Entodermröhren ist dieselbe, da außer der übereinstimmenden Entwicklung auch bei *Campanularia hincksi* die Anwesenheit von vier bis fünf Täniolen in den Hydranthenköpfchen hinzukommt (Fig. 312). Bemerkenswert ist nur, daß die Dreizahl der Entodermröhren, die bei *Campanularia verticillata* normal ist, in der ersten Anlage auch bei *Campanularia hincksi* wiederkehrt, um erst später regelmäßig in die Vierzahl überzugehen, wodurch eine vollkommene Homologie mit den typischen vier Radialschläuchen der Medusen erreicht wird. — Aber noch entschiedener zeigt sich eine solche Annäherung an die Hydromedusen im Keimsackectoderm von *Campanularia hincksi*.

Allerdings sprechen alle Analogien zwischen den beiden *Campanularia*-Arten dafür, daß das Innenectoderm von *Campanularia hincksi* im allgemeinen ebenso entsteht wie das centrale Keimsackectoderm von *Campanularia verticillata*, nämlich nicht als selbständiger Teil, sondern nur als ein von außen einwachsendes Stützgewebe des Hodens. Seine weitere Entwicklung führt jedoch, nachdem es sich vom Außenectoderm getrennt hat, zu einem andern Ziel. Bei der Vierteilung des Hodens zerfällt das Innenectoderm von *Campanularia hincksi* nicht einfach ebenfalls in vier Stücke, sondern bleibt durch die interradial entstandenen Epithelstreifen im ununterbrochenen Zusammenhang und verwandelt sich daher in einen geschlossenen, wenigstens interradial von den Gonaden unabhängigen, selbständigen Sack, dessen Übereinstimmung mit einem Subumbrellarepithel oder, was dasselbe ist, mit einem echten Glockenkern nicht mehr zweifelhaft sein kann.

In der Reihe der besprochenen Thecaphora ist daher *Campanularia hincksi* der erste Hydropolyp, dessen Keimsäcke tatsächlich den Grundbau einer Meduse, nämlich eine Glockenhöhle und eine sie umschließende zweischichtige Umbrella mit radialen Entodermröhren erkennen lassen.

In der Entstehung dieses Medusenbaues vermißt man freilich noch immer die bei allen Medusenknospen der Hydropolypen typische Erscheinung einer selbständigen und apical begrenzten Anlage des Glockenkern-Homologons, das sich vielmehr nur als Begleiterscheinung der

Gonadenbildung entwickelt, gerade so wie in allen übrigen Keimsäcken. Anderseits ist es aber gerade diese Beziehung, die den Übergang eines gewöhnlichen Innenectoderms, wie es bei Sertulariden und Plumulariden vorkommt, in den Glockenkern von *Campanularia hincksi* verstehen läßt. Denn wenn auch tatsächlich erst die Entstehung der peripher auseinandertretenden Entodermröhren den Raum für die Entwicklung eines wirklichen Glockenkerns herstellt, so hängt doch die richtige Ausfüllung dieses Raumes bei *Campanularia hincksi* von den Gonaden und dem sich ihnen anschließenden Innenectoderm ab. Diese anfangs im ganzen Umkreise des ungeteilten Entodermschlauchs auftretenden Gewebe rücken bei der beginnenden Teilung desselben in die interradialen Zwischenräume zwischen den Entodermröhren ein, um im Centrum zusammenzufließen — offenbar aus demselben Grunde, weshalb die in die Medusenknospen einwandernden Keimzellen sich an die interradialen Täniolen als die mechanisch bequemsten Wege halten.

So erscheint die Bildung der Entodermröhren (Radialschläuche), die schon durch die Täniolen der Hydranthen vorgezeichnet ist, als die dauernde Formbedingung für die Entstehung des Glockenkerns und somit des Medusenbaues in den Keimsäcken der Campanulariden, während von den Gonaden die Ausfüllung der geschaffenen Form mit den definitiven Bildungen ausgeht.

28. Campanularia calyculata (Taf. XV).

Diese merkwürdige Art ist unter dem Namen *Clytia poterium* schon von Agassiz näher untersucht und beschrieben worden, wobei er der Entwicklung der Gonangien besondere Aufmerksamkeit schenkte (Nr. 1, S. 300—304). In den jungen Gonangien fand Agassiz ein Blastostyl (Gonanth) mit Deckenplatte und Halsröhre und eine dicht an dessen Basis hervortretende Medusenknospe, die gleich anfangs vom Ectoderm des Gonanthen umgeben sei. Auch nach einem schematischen Querdurchschnitt eines etwas älteren Gonangium (Nr. 1, S. 302) ist die Medusenknospe in dem becherförmig ausgehöhlten Gonanthen, mit andern Worten in einer Mantelhöhle eingeschlossen. Einige Abbildungen von Agassiz (a. a. O. Taf. XXVIII, Fig. 13*a*, 14), in denen die Knospe sich außerhalb des Gonanthen frei emporwachsend zeigt, stellen diese Teile nach ihrer Herauslösung aus der festen Gonotheca dar, wobei eine Beschädigung des Mantels ganz unvermeidlich ist, so

daß sie für die fraglichen Lagebeziehungen nicht in Betracht kommen können.

Sehr bald spaltet sich der Entodermschlauch des Gonanthen in vier Kanäle, die im Mantel aufsteigen und in der Deckenplatte zusammenfließen, und von denen einer mit der Medusenknospe in Verbindung steht. Diese erhält ebenfalls vier Radialkanäle, zwischen denen der Binnenraum ganz von der Keimmasse erfüllt ist. Diese Kanäle treiben Seitenzweige, und bisweilen verzweigen sich auch die Kanäle des Gonanthen. — In den männlichen Gonangien teilt sich die centrale Hodenmasse der Medusenknospe in vier Wülste; in den weiblichen Individuen drängen die wachsenden Embryonen den Scheitel der Medusenknospe durch die Deckenplatte und die Gonotheca bruchsackartig nach außen hervor, so daß das Bild einer Acrocyste entsteht.

Nach Allman ist das Gonangium einer angeblich nahe verwandten Art, *Laomedea repens*, im ganzen und im Querdurchschnitt ebenso gebildet wie dasjenige von *Campanularia calyculata* (Nr. 3, S. 49).

Endlich ist hier noch die Abhandlung v. Lendenfelds über *Eucopella campanularia* anzuführen, einer Campanularide, die nach der Bildung des ganzen kriechenden Stocks, seiner Hydranthen und der fertigen Gonanthen unbedingt neben *Campanularia calyculata* zu stellen ist, wogegen allerdings die Entwicklung dieser Gonangien nach v. Lendenfeld von derjenigen bei *Campanularia calyculata* merkwürdig abweicht (Nr. 52, S. 536—557).

Das Gonangium von *Eucopella* ist gegen das abgestutzte distale Ende hin von zwei Seiten zusammengedrückt und längs der Schlußkante rinnenförmig eingedrückt. Die Entodermkuppe des jungen Gonanthen soll durch eine apicale Ectodermwucherung eingebuchtet werden; diese Wucherung presse die dadurch hervorgerufene Entodermduplicatur in vier Interradien zu einer »Entodermlamelle« zusammen, während in den vier Radien vier Entodermkanäle zurückbleiben. Die Entodermlamelle verschwinde aber sehr frühe, worauf die Kanäle sich selbständig verlängern; an ihren Enden kämen sie durch seitliche Wucherungen in Verbindung, und der so entstandene »Ringkanal« fließe unter dem Scheitel der Gonotheca zu einem breiten, einer Deckenplatte ähnlichen Schlauch zusammen. — Das Ectoderm löse sich unterdessen in ein Netzwerk auf, dessen Stränge sowohl den Binnenraum des Gonanthen durchziehen, wie auch die Kanäle umhüllen und miteinander und mit der Gonotheca verbinden. v. Lendenfeld will auch Spuren eines Manubrium im Grunde des Gonanthen gesehen haben, wie er denn auch die Medusenknospen von *Laomedea repens* — und folglich auch

von *Campanularia calyculata* — für ein großes Manubrium hält. Demnach erklärt er den Gonanthen von *Eucopella* für eine Übergangsform vom Polyp zur Meduse.

Statt des mit Keimzellen gefüllten Manubrium von *Laomedea* erzeuge der Gonanth von *Eucopella* Medusenknospen, und zwar nur an einem seiner Kanäle, der an einer Schmalseite des Gonangium liegt. Die Knospen folgen einander wie gewöhnlich von oben nach unten, und sind gleichzeitig in der Zahl von zwei bis drei vorhanden. Das Entoderm einer solchen Knospe wird durch einen Glockenkern eingebuchtet, worauf in den vier Interradien durch Verlötungen des zweischichtigen Entodermbechers eine einschichtige Entodermlamelle und dazwischen passiv vier Radialkanäle entstehen. Ein Ringkanal kommt ebenso wie am Gonanthen zustande, und an den Radialkanälen wachsen Seitenzweige hervor und dringen teils nach innen zwischen die Eizellen und in die Hodenmasse, teils tangential in die Entodermlamelle ein. Der Glockenkern verwandelt sich zuerst in ein Netzwerk, worin später eine Glockenhöhle entsteht. Ein Manubrium ist nur andeutungsweise vorhanden.

Die Eizellen von *Eucopella* entstehen im Entoderm der Hydrorhiza aus je einer ganzen Zelle, begeben sich unter das Epithel und wandern in die Gonangien ein, wo sie stets zwischen dem Entodermepithel und seiner Grenzlamelle, also innerhalb des Entoderms liegen bleiben. Jedoch dringen sie nicht unter irgend einem Zwange bloß in die Medusenknospen ein, sondern ebensogut in die Entodermröhren des Gonanthen, wo sie ohne zu reifen zugrunde gehen. Die Spermatoblasten sind ectodermalen Ursprungs, indem sich der subumbrellare Überzug der Radialkanäle vollständig in jene Keimzellen verwandelt.

Die Medusenknospen von *Eucopella* erhalten niemals Manubrium und Tentakel, lösen sich aber trotzdem schließlich von dem Gonanthen ab und verlassen das Gonangium, um ihre Geschlechtsprodukte ins Wasser austreten zu lassen.

Ich habe nur wenige ältere Gonangien beiderlei Geschlechts von *Campanularia calyculata* untersuchen können. In ihrer äußeren Form stimmen sie mit den Gonangien von *Eucopella* überein: sie sind abgeplattet, von der Breitseite gesehen becherförmig und längs des distalen Randes eingebuchtet (Fig. 313, 314). Der Weichkörper besteht aus zwei Hauptteilen, einem becherförmigen, durch eine Deckenplatte geschlossenen Mantel und einer aus dem Grunde der Mantelhöhle auf-

gewachsenen Meduse, wozu noch einige kleinere Medusenknospen kommen.

Der Mantel besteht wie immer aus einer ungeschichteten und unregelmäßigen Ectodermschicht, reicht vom Basalabschnitt des Gonanthen bis an die flache Deckenplatte und ist durch lockere Zellenstränge mit der Gonotheca verbunden. In ihm sind fünf Entodermröhren eingeschlossen, die dicht unter der proximalen Grenze des Mantels, also am Basalabschnitt des Gonanthen, aus dessen Entodermschlauch entspringen und innerhalb des Mantels bis an dessen Scheitel verlaufen, wo sie in den Entodermsack der Deckenplatte einmünden (Fig. 313). Der Ausgangspunkt dieser Röhren sind vier im Basalabschnitt des Gonanthen befindliche Entodermrinnen, die distalwärts in verschiedenem Niveau sich zu Röhren schließen, von denen einige sich weiter verästeln (Fig. 316—319). Eine centrale Röhre tritt in die älteste, die Mantelhöhle füllende Meduse ein, eine seitliche ist für die jüngeren Medusenknospen bestimmt, und fünf (nicht vier, wie Agassiz angibt) durchsetzen den Mantel in der angegebenen Weise.

Aus der Darstellung von Agassiz und seinen Abbildungen der jüngsten Gonangien von *Campanularia calyculata*, sowie aus meinen eignen Beobachtungen an den noch zu beschreibenden jungen Medusenknospen geht mit der größten Bestimmtheit hervor, daß der fragliche Mantel ebenso entsteht, wie bei andern Thecaphora, nämlich als Abspaltung vom Ectoderm des Gonanthen im ganzen Umfange der aus dem letzteren hervorknospenden Meduse, und daß folglich eine von den späteren Mantelröhren die ursprüngliche Halsröhre des Gonanthen ist. Nur ist diese Halsröhre später als solche nicht zu unterscheiden, da die sekundär entstehenden Mantelröhren in Form und Verlauf mit ihr völlig übereinstimmen. Die in die Medusenknospen eintretenden Entodermröhren haben wieder mit den erstgenannten nichts zu tun, da sie natürlich nichts weiter sind, als das Entoderm der Knospenstiele.

Nach allem ist die Medusenähnlichkeit des Mantels in den Gonangien von *Campanularia calyculata* ebenfalls eine rein äußerliche (S. 177). Weder sind die fünf Mantelröhren unter sich gleichen Ursprungs, noch besteht die Mantelwand gleich einer Umbrella aus zwei ectodermalen Schichten; ferner entsteht die Mantelhöhle nicht in einem Glockenkern, der dem Gonanthen völlig fehlt, sondern rund um die erste Medusenknospe, so daß sie keinerlei Beziehung zu einer Glockenhöhle hat.

Ich erwähne dies besonders im Hinblick auf v. Lendenfelds Darstellung von der Entwicklung des Blastostyls (Gonanthen) von

Eucopella. Obgleich er selbst dieses Blastostyl mit demjenigen von *Campanularia calyculata* vergleicht, und beide im fertigen Zustande in allen wesentlichen Teilen übereinstimmen, müßten sie nach v. Lendenfeld in ihrer Entwicklung vollständig auseinandergehen. Meines Erachtens sind aber seine nicht ganz klaren und durch keine Abbildungen illustrierten Angaben über die Entstehung des Blastostyls von *Eucopella* nicht einwandfrei und am wenigsten geeignet, einen wirklichen Medusenbau dieses Blastostyls zu begründen.

Dies ergibt sich schon aus der Erwähnung einer »Entodermlamelle« und ihrer Bedeutung für die Entstehung der »Radialkanäle« (Mantelröhren); denn solche Bildungen und Vorgänge fehlen in allen von mir untersuchten Medusenbildungen der Athecata und Thecaphora. Ebenso ist die Verwachsung der angeblichen Radialkanäle zu einem deckenplattenähnlichen Gebilde den Medusen fremd. Am auffälligsten bleibt aber, daß v. Lendenfeld eine Sonderung von Glockenkern und Exumbrellarepithel in der angeblichen Medusenglocke (Mantel) überhaupt nicht kennt und im Gegenteil jene Umbrella zwischen den Radialkanälen aus einem ungeteilten und netzförmig gelockerten Ectoderm bestehen läßt. Auf Grund dieser Angaben v. Lendenfelds muß eine direkte Beziehung zwischen dem Blastostyl oder Gonanthen von *Eucopella* und echten Hydromedusen in Abrede gestellt und kann nur zugegeben werden, daß jener Teil bloß in demselben Sinn wie der Gonanth von *Campanularia hincksi* und *Campanularia calyculata*, d. h. nur äußerlich medusenähnlich ist. Mit andern Worten: diese Ähnlichkeit ist nichts weiter als eine täuschende Homoidie.

Auf der andern Seite weicht jene Beschreibung von der Entstehung des Mantels so sehr von allem ab, was wir jetzt von andern mit Mantelröhren versehenen und auch sonst gleichgebildeten Gonanthen der Thecaphora, namentlich der offenbar recht nahe verwandten *Campanularia calyculata* wissen, daß nur das Dilemma übrig bleibt: entweder nimmt die Gonanthenbildung von *Eucopella* unter den Thecaphora eine ganz merkwürdige Sonderstellung ein, oder die bezüglichen Angaben v. Lendenfelds sind mehr oder weniger irrig. Jedenfalls sind sie belanglos für die Interpretation des Baues und der Entwicklung der Gonanthen von *Campanularia calyculata*, die, wie wir sahen, sich ebenso darstellen wie bei *Campanularia hincksi* und bei den weiblichen *Halecium tenellum*.

Ich gehe nun zu den Medusenknospen über, die sich an den Gonanthen von *Campanularia calyculata* entwickeln. In den Gonangien die ich zur Verfügung hatte, war die in der ursprünglichen Mantelhöhle

eingeschlossene Meduse schon weit entwickelt; dagegen befanden sich in denselben Gonangien, aber außerhalb jener Mantelhöhle jüngere Medusenknospen verschiedenen Alters, so daß ich alle wesentlichen Entwicklungsstufen unmittelbar beobachten konnte. Die Knospen entstehen unter- und nacheinander, jede scheinbar aus der Wurzel der vorausgehenden älteren Knospe (Fig. 320, 321); ich halte dies aber für eine Verschiebung eines ursprünglichen Verhaltens, wonach sie getrennt aus dem Gonanthen selbst hervorgingen.

Die jüngsten Knospen bestehen scheinbar nur aus einer kurzen und dünnen Entodermröhre, die in den verdickten, aber noch völlig soliden und ungesonderten unteren Saum des Mantels der nächst älteren, vorausgehenden Medusenknospe eingewachsen ist (Fig. 313, 320, 321). Natürlicher ist aber die Auffassung, daß, während eine junge Knospe an der Außenseite des Mantels der nächstälteren Knospe emporwächst, ihr Ectoderm, das ja auch ihren künftigen Mantel enthält, mit dem erstgenannten Mantel in Zusammenhang bleibt. Denn eine solche Verbindung der benachbarten Mäntel kommt auch an den jüngsten Knospenanlagen der *Campanularia flexuosa*, *Gonothyraea loveni* und der *Obelia* vor, und beeinträchtigt anderseits auch nicht die Annahme einer freien Knospenbildung.

Die Kuppe jener die Knospenbildung einleitenden Entodermröhre ist sehr bald gegen die Lichtung derart verdickt, daß diese im Längsdurchschnitt in zwei seitliche Zipfel ausläuft (Fig. 321). Dies sind wie etwas ältere Knospen beweisen (Fig. 320), die ersten Anfänge der Radialschläuche, die folglich wie in allen Hydromedusen, unabhängig von einem Glockenkern entstehen. Auch traf ich auf Querdurchschnitten jener nächst älteren Knospen unter den Radialschläuchen faltenförmige Täniolen, die sich distalwärts zu den Schläuchen zusammenschließen (Fig. 319); wie denn auch die Hydranthen desselben Polypen ähnliche Täniolen besitzen. Die Homologie und Bedeutung dieser Erscheinungen wurden schon mehrfach erörtert (S. 10, 108, 187, 192): die Täniolen der Hydranthen vererbten sich auf die Gonanthen und deren Knospen, wo sie dann zum Ausgangspunkt der Entstehung der Radialschläuche wurden.

Sobald der beschriebene Entodermschlauch der jungen Knospe sich ziemlich verlängert und die ersten Anlagen der Radialschläuche hervorgetrieben hat, sind zwei neue Bildungen an der Knospe hinzugekommen (Fig. 320). Erstens hat sich das den Schlauch umgebende Ectoderm so gespalten, daß eine glatte Epithelschicht ihn bis an die Wurzel überzieht (Exumbrellarepithel), und die durch einen Spaltraum (Mantelhöhle) davon getrennte Außenschicht oder eben der neuentstandene

Mantel derselben Knospe allein mit dem Mantel der vorausgehenden Knospe im Zusammenhang bleibt. Dadurch wird die junge Knospe bis an die Wurzel aus der Kontinuität mit der Mantelwand der nächstälteren gelöst und vollkommen selbständig; doch bleibt sie zunächst noch in ihre eigne Mantelhöhle eingeschlossen, und ich halte es nach Analogien mit den übrigen noch zu beschreibenden Campanulariden für wahrscheinlich, daß jede Knospe mit ihrer besonderen Mantelhöhle an die Stelle der nächst älteren, vorausgehenden rückt, sobald diese nach Abschluß ihrer Entwicklung verschwindet.

Die zweite der erwähnten Neubildungen der jungen Knospe ist ein echter Glockenkern, der an ihrem Scheitel entsteht und zwischen die noch auseinanderstehenden Radialschläuche einwuchert; alsbald folgen auch seine Ablösung vom Exumbrellarepithel und seine Aushöhlung, sowie die Ausbildung von Subumbrellarzipfeln. Mit der Anlage der Radialschläuche und des Glockenkerns ist aber an den jungen Gonanthenknospen von *Campanularia calyculata* der Charakter einer Meduse unzweideutig ausgesprochen.

An denselben Medusenknospen sind noch weitere Einzelheiten nachzuholen. Während der Entwicklung ihrer Radialschläuche zeigt sich darin eine bemerkenswerte Übereinstimmung mit *Campanularia hincksi*, daß im Magenraum nur drei Täniolen und Magenrinnen vorhanden sind, die in ebenso viele Radialschläuche auslaufen, und daß erst etwas höher darüber durch die Gabelung eines dieser Schläuche die typische Vierzahl erreicht wird (Fig. 323, 324). Durch Messungen läßt es sich ferner nachweisen, daß die Radialschläuche sich anfangs vorherrschend abwärts verlängern, nämlich durch den in derselben Richtung fortschreitenden röhrenförmigen Verschluß der Magenrinnen. Eine primäre, zweischichtige Entodermlamelle fehlt dabei ebenso wie bei allen übrigen Hydromedusen; dagegen entwickelt sich allmählich eine Umbrellarplatte in der schon beschriebenen Weise (S. 17). Zuerst berühren sich die Radialschläuche nur mit scharfen Kanten (Fig. 322); während ihres Auseinanderrückens ziehen sich die Kanten länger aus und verschmelzen dann zu den dünnen und stets einschichtigen interradialen Umbrellarplatten (Fig. 323, 325). Das Subumbrellarepithel überkleidet alle entodermalen Innenteile der Umbrella, buchtet sich interradial zwischen den weiten Schläuchen tief ein und beginnt schon an den in Rede stehenden Knospen jene Schläuche von außen zu umgreifen (Fig. 323).

Am Scheitel der Knospe verwachsen die Glockenhöhlendecke und

das Außenectoderm (Fig. 321), woraus wie bei den Medusen der Athecata das Velum hervorgeht (S. 15, 16); und in seinem Umkreise erheben sich vier radiale Randwülste als Ausstülpungen der Radialkanäle und des sie deckenden Ectoderms (Fig. 315).

Die übrige Ausbildung der Meduse habe ich an den ältesten, je in der ersten Mantelhöhle befindlichen Knospen verfolgt (Fig. 313, 314). Sie entspringen im Grunde der Höhle, sind wie das ganze Gonangium an zwei Seiten stark abgeplattet und scheiden an ihrer Oberfläche eine starke cuticulare Hülle ab, die sich über die Randwülste frei hinüberspannt. Diese sind lappig abgeplattet, und die Anlage des Velum ist durchbrochen. Die ersten Tentakel entspringen auffallenderweise nicht an den Randwülsten, sondern interradial am Glockenrande selbst, wo auch die Statolithenbläschen erscheinen. In den männlichen Medusen sind die Tentakel schwächer entwickelt und verschwinden schon im Beginn der Reifezeit; in den weiblichen Individuen sind sie stärker und um jene Zeit noch vorhanden. Zwischen Ex- und Subumbrella zeigt sich bereits eine dünne Gallertschicht, worin ich jedoch nur spärliche Zellen als Reste der Umbrellarplatten sah.

Die Radialkanäle dieser älteren Medusenknospen treten aus der inneren Fläche der Glockenwand vollständig hervor, da das Subumbrellarepithel jeden Kanal an beiden Seiten mit einer Falte umgreift und beide Falten, einzelne Stellen ausgenommen, sich zu einer Art von Aufhängeband verbinden (Fig. 314). Dadurch, daß die Geschlechtsprodukte den Radialkanälen in ihrer ganzen Länge angefügt bleiben, bilden diese Teile nebst dem sie allseitig umschließenden Subumbrellarepithel vier wulstige Ovarien oder Spermarien, die von den vier radialen Aufhängebändern frei in die Glockenhöhle hineinhängen. — Die im Niveau des Velum durch einen Ringkanal verbundenen Radialkanäle sind mit kurzen Seitenzweigen dicht besetzt, die entweder die Eizellen umgreifen oder in die Hodenmasse eindringen.

Durch die Entwicklung der Umbrellarplatten, des Ringkanals, des Velum, der Randwülste und Tentakel ist der Medusenbau der Geschlechtsindividuen von *Campanularia calyculata* so vervollständigt, daß er demjenigen andrer Hydromedusen kaum nachsteht.

Die Eizellen habe ich schon im Entoderm der Hydrorhiza unter den kurzgestielten Gonangien angetroffen und ihre Einwanderung in die letzteren beobachtet. Ihre Entstehung aus ganzen Entodermzellen, wie sie v. Lendenfeld bei *Eucopella* gesehen hat, habe ich nicht verfolgen können, halte sie aber für durchaus glaublich, da ich bei den nahverwandten Obelien denselben Tatbestand habe nachweisen können. Aus

dem Basalabschnitt der Gonanthen gelangen übrigens die Eizellen von *Campanularia calyculata* nicht nur in die Medusenknospen, sondern regelmäßig und in ansehnlicher Zahl auch in die Mantelröhren des Gonanthen, wo sie bis zu verschiedener Höhe aufsteigen, ohne jedoch zu wachsen. Zweifellos gehen sie dort zugrunde, wie es v. Lendenfeld ebenso für *Eucopella* angegeben hat. Es ist dies ein Seitenstück zu den fehlgehenden Keimzellen bei *Sertularia, Aglaophenia* und *Campanularia verticillata.*

Spermatoblasten und Sperma habe ich bei *Campanularia calyculata* — ebenso wie v. Lendenfeld bei *Eucopella* — ausschließlich längs der Radialkanäle der älteren Medusenknospen gefunden, wo sie also jedenfalls auch entstehen. Nur kann ich v. Lendenfeld darin nicht beistimmen, daß das die Radialkanäle anfangs bedeckende Subumbrellarepithel sich vollständig in Spermatoblasten verwandle; denn bei *Campanularia calyculata* liegen die Spermamassen nicht nackt an den Radialkanälen, sondern sind von einem zarten Epithel überdeckt, von dem Fortsätze ins Innere abgehen. Es kann dies nur der Rest des ursprünglichen Subumbrellarepithels sein, in dem das Sperma eingebettet bleibt, wie ich dies schon in so vielen andern Fällen für das Ectodermepithel des Manubrium und für das Innenectoderm der Gonanthen und Keimsäcke nachgewiesen habe.

Weder bei jungen, noch bei älteren Medusenknospen der *Campanularia calyculata* habe ich eine Spur eines Manubrium gesehen. Auch über die letzten Schicksale dieser Medusen fehlen mir direkte Beobachtungen. Die von Agassiz beschriebenen ältesten Medusen waren noch nicht abgelöst, enthielten aber schon Embryonen, so daß sie wahrscheinlich dauernd sessil blieben. Nach Giard (Nr. 26) produciert aber *Campanularia calyculata* nur im Anfang der Fortpflanzungsperiode sessile, später jedoch freie Medusen, die er für identisch mit *Agastra mira* Hartl. erklärt. Daraus folgt, daß die Tentakel, die ich an den Knospen fand, und die nach Hartlaub bei *Agastra* bis auf radiale Rudimente (d. h. die Randwülste) fehlen (Nr. 42, S. 506), auch in den weiblichen Medusen vor ihrer Ablösung zugrunde gehen.

Über die innere Entwicklung der Medusenknospen von *Campanularia calyculata* hat Agassiz nichts mitgeteilt; es bleibt daher nur übrig sie mit der Entwicklung der so nahe verwandten *Eucopella*-Medusen zu vergleichen. Nach meinen übereinstimmenden Befunden an den Medusenknospen von zwölf Hydropolypenarten darf ich wohl annehmen, daß v. Lendenfelds Beschreibung einer zweischichtigen primären Entodermlamelle, woraus die Radialkanäle erst sekundär und passiv

hervorgingen, auf einem Irrtum beruht; ich vermisse bei ihm auch als Beleg für seine Angaben die allein untrüglichen Querdurchschnitte der bezüglichen jungen Knospen.

Sehr bemerkenswert ist dagegen sein Befund, daß der anfangs solide Glockenkern derselben Knospen, bevor er sich vollkommen aushöhlt, sich in ein Zellennetz verwandelt; es erinnert dies an die unregelmäßige Aushöhlung in den weiblichen Keimsäcken von *Campanularia verticillata*, und zeigt folglich, daß der Glockenkern von *Eucopella*, an dem doch sonst keine Rückbildung zu bemerken ist, eine Ähnlichkeit mit einem nicht glockenkernähnlichen Innenectoderm besitzt, die bei vollkommenen Medusen nur andeutungsweise und selten vorkommt (*Bougainvillea, Dendroclava*). Bei *Campanularia calyculata* habe ich dagegen einen von der ersten Anlage an durchaus typischen Glockenkern angetroffen, der selbst von dem sonst ganz homologen Innenectoderm von *Campanularia hincksi* dadurch verschieden ist, daß er nicht als ein durch die Gonaden hervorgerufenes Stütz- und Hüllgewebe derselben, sondern als eine selbständige Bildung entsteht und in allen wesentlichen Teilen entwickelt ist, bevor die Gonaden in der Knospe auftreten. Seine Beziehungen zu diesen letzteren beginnen also erst sekundär; und wenn die Spermatoblasten in ihm selbst ihre Keimstätte haben, so beschränkt sich dies doch auf die radialen Streifen des Subumbrellarepithels, wogegen seine interradialen und Hauptabschnitte in den männlichen und weiblichen Medusen ganz andre Funktionen haben.

Der Glockenkern von *Campanularia calyculata* erscheint daher zweifellos als eine höhere Ausbildungsstufe dessen, was uns bisher als Innenectoderm entgegentrat und entspricht in allen Dingen dem Glockenkern vollkommener Medusen.

In einigen andern Stöcken erscheinen aber die fertigen Medusen von *Campanularia calyculata*, die *Agastra mira*, im Vergleich mit andern Hydromedusen durchaus unvollkommen: ihnen fehlen die Tentakel und das Manubrium. Von den Tentakeln wissen wir bereits, daß sie in den sessilen Knospen entwickelt, aber um die Reifezeit zurückgebildet werden. Blieben die Knospen normalerweise sessil, so würde diese Rückbildung als Folge einer neuerworbenen Seßhaftigkeit ursprünglich freier Medusen, oder was dasselbe ist, als Zeichen dafür anzusprechen sein, daß die Medusen von *Campanularia calyculata* von vollkommenen freien Medusen abstammten. Dieser Annahme widerspricht aber die Tatsache, daß jene nur zu gewissen Zeiten sessil bleiben, zu andern Zeiten jedoch in großen Massen frei werden (Giard, Hartlaub); denn wenn die Tentakel der Knospen sich nur deshalb zurückbildeten, weil die

letzteren sessil blieben, so müßte an den ebenso zahlreichen und normalerweise zur Ablösung bestimmten Medusen jene Rückbildung unterbleiben. Ein weiteres Bedenken gegen die fragliche Deutung besteht darin, daß die Tentakel der männlichen Medusen in Ausbildung und Dauer merklich gegen die Tentakel der weiblichen Medusen zurücktreten — ein Umstand, der mit einer einfachen Rückbildung von ursprünglich lebenslänglichen, normalen Tentakeln, die doch zu den Geschlechtsorganen in keiner Beziehung stehen, sich schwer vereinigen ließe. Dies muß aber unsre Aufmerksamkeit auf eine ganz analoge Erscheinung lenken.

Wir werden an den eigentümlichen Keimträgern (Meconidien) der *Gonothyraea loveni* Tentakel kennen lernen (s. u.), die ebenfalls nur in den weiblichen Individuen und nur während der Reifezeit der in den Meconidien befindlichen Eizellen vollkommen entwickelt sind und sich bewegen. Dazu kommt, daß sie, wie sich zeigen wird, genetisch mit Medusententakeln nichts zu tun haben, sondern ausschließlich den Meconidien eigentümliche Bildungen sind. Durch alle diese Umstände ist ihre schon von Weismann angenommene Deutung als bei der Befruchtung tätiger Organe gesichert. Da nun die besprochenen Tentakel von *Campanularia calyculata* sich unter ganz gleichen Umständen entwickeln und daher als einfache Überreste von gewöhnlichen Medusententakeln nicht angesprochen werden können, so ist es das Natürlichste, sie ebenfalls für solche, nur der Befruchtung dienende originale Bildungen der Medusenknospen zu erklären, wie es die Tentakel der Meconidien sind.

Allerdings sind sie nicht wie die letzteren genetisch von gewöhnlichen Medusententakeln verschieden, sondern stimmen mit diesen völlig überein; diese Übereinstimmung erstreckt sich aber auch auf die Tentakel der Hydranthen und ist daher ganz belanglos für die Entscheidung der hier vorliegenden Frage, ob die bewußten Tentakel von *Campanularia calyculata* rückgebildete seien. Deshalb bleiben die oben angeführten Gründe gegen die Annahme einer solchen Rückbildung durchaus in Kraft.

Nicht viel anders verhält es sich mit dem Mangel eines Manubrium bei denselben Knospen und den daraus hervorgehenden freilebenden *Agastra mira*. Da auch bei den jüngsten Knospen keine Rudimente des vermißten Manubrium nachzuweisen sind, so wäre die sonst übliche Erklärung, daß es durch Rückbildung verloren gegangen sei, nur dann zulässig, wenn die Abstammung dieser weniger vollkommenen Medusen von vollkommenen, mit einem Manubrium versehenen

bereits feststände oder höchst wahrscheinlich wäre, und es sich nur noch darum handelte, das Fehlen von ursprünglich vorhanden gewesenen Organen zu erklären. Dies kommt aber, wie ich es schon bei einer andern Gelegenheit hervorhob (S. 89, 90), bei der uns zunächst beschäftigenden Untersuchung der einzelnen Formen von Keimträgern der Hydropolypen gar nicht in Betracht. Diese beschränkt sich im allgemeinen vielmehr auf den vorliegenden Tatbestand und dessen unmittelbare Bedeutung, also hier zunächst auf die Frage, ob das Fehlen des Manubrium in den Medusen von *Campanularia calyculata* wegen bestimmter Merkmale auf eine Rückbildung zurückzuführen sei. Wie schon gesagt, sind solche positive Merkmale, nämlich Rudimente eines Manubrium, nicht vorhanden; und anderseits lehren uns *Agastra* und *Eucopella*, daß auch Medusen ohne Manubrium und ohne Mund frei leben und in diesem Zustande sich fortpflanzen können, daß also der ursprüngliche Besitz eines Manubrium nicht zu den Merkmalen gehört, ohne die eine original entstandene Meduse gar nicht zu denken wäre.

Es liegt also derselbe Fall vor wie bezüglich der Tentakel: eine Rückbildung des bei den Medusen von *Campanularia calyculata* fehlenden Manubrium ist unmittelbar nicht zu beweisen und ein ursprünglicher Mangel desselben nach den vorliegenden Tatsachen mindestens nicht unwahrscheinlich.

29. Campanularia flexuosa (Taf. XIII).

Die Gonangien von *Campanularia flexuosa* und *Campanularia angulata*, die sich wenig unterscheiden, werden als konische, etwas abgeplattete Körper beschrieben, deren Blastostyle (Gonanthen) aus einer breiten Deckenplatte und einem schlauchförmigen Stamm bestehen, aus dem die annähernd kugligen, aber häufig zusammengedrückten »Gonophoren« in größerer Zahl hervorknospen (Fraipont, Nr. 21, S. 450—455, de Varenne, Nr. 67, S. 622—627, 668—671, Weismann, Nr. 70, S. 145—148). Die Eizellen entstehen nach Fraipont und de Varenne im Entoderm der Zweige und des Stammes, und zwar durch Umwandlung ganzer Entodermzellen, die erst im Gonangium an der freien, die Höhlung begrenzenden Seite vom übrigen Epithel überwachsen werden. Weismann stellte dagegen fest, daß sie stets in der Tiefe des Entoderms, also unterhalb der Epithelzellen entstehen und daher möglicherweise aus dem Ectoderm stammen.

In jedes Gonophor wandert eine einzige Eizelle ein und begibt sich an dessen Scheitel. Nach Fraipont und de Varenne bleibt sie unter

der Grenzlamelle liegen, die jedoch später schwindet, während eine neue Lamelle zwischen Ei und Entoderm entsteht; Weismann glaubt dagegen, daß sie in der Knospe angelangt sofort die Grenzlamelle durchsetzt und daher im Ectoderm liege. Er beschreibt ferner eine Entodermlamelle, die in den Gonophoren von *Campanularia flexuosa* vom Entodermsack ausgehend die Eizelle umschließe, und eine strukturlose Lamelle zwischen diesen beiden Teilen, die vielleicht als letzter Rest eines Glockenkerns anzusehen wäre.

Die Spermatoblasten läßt nun de Varenne ebenfalls entodermalen Ursprungs sein, wogegen Fraipont und nach ihm Weismann sie im Ectoderm antrafen, der erstere freilich erst in den Gonophoren, Weismann schon in den jüngsten Zweigen. Das Spermarium überdecke den Entodermsack des Gonophors haubenförmig, und über ihm spaltet sich das Ectoderm in zwei Schichten, eine äußere, die allen Gonophoren gemeinsam ist, und eine innere, dem einzelnen Gonophor angehörige (Weismann). Eine Entodermlamelle hat Weismann in den männlichen Gonophoren vermißt.

Die Gonangien von *Campanularia flexuosa* sitzen, wie ich sehe, an der Basis der Hydranthenstiele an ebenfalls geringelten kurzen Stielen und sind anfangs etwas abgeplattet konisch, später lang becherförmig, die männlichen mit verjüngten, die weiblichen mit breitem Ende. Die Endfläche der Gonotheca ist innerhalb ihres scharfen Randes grübchenförmig (Fig. 283).

An den jüngsten mir vorliegenden Gonangien ist der fünfringelige Stiel noch merklich länger als der eigentliche Körper, worin der schlauchförmige — im Stiel ebenfalls geringelte — Gonanth in die breite und dicke Deckenplatte ausläuft und darunter schon die ersten Geschlechtsknospen trägt. Sie sitzen an zwei einander gegenüberliegenden Seiten und nehmen stets den ganzen Abstand zwischen Deckenplatte und Stiel des Gonanthen ein. Anfangs ist dieser Abstand so klein, daß jederseits nur eine Knospe Platz findet; mit dem fortschreitenden Wachstum des Gonanthen nimmt auch die Zahl der Knospen zu, wobei der Nachschub, wie ich zu sehen glaube, wesentlich vom Stiel her erfolgt, so daß jeweilig sein oberstes Ringel mit der jüngsten Knospenanlage in das eigentliche Gonangium einbezogen wird, während ein neues Ringel am unteren Ende des Stiels entsteht.

In den weiblichen Gonangien entstehen die künftigen Geschlechtsindividuen als völlig indifferente, fingerförmige Ausstülpungen

der ganzen Gonanthenwand, in die die Eizellen in der Regel erst später einwandern (Fig. 277); es sind also vollkommene, freie Knospen des Gonanthen. In jede Knospe wandert nur eine Eizelle ein, dringt bis zum Scheitel vor und bleibt dort liegen. — Die Eizellen entstehen im Entoderm der Zweige und Stämme, ob aber aus je einer ganzen Entodermzelle (Fraipont, de Varenne) oder aus der unteren Hälfte einer solchen, wie ich es bei manchen Hydropolypen fand (*Corydendrium, Clava, Sertularia, Sertularella*) konnte ich nicht entscheiden. Für die Möglichkeit einer Einwanderung der jüngsten, noch nicht differenzierten Eizellen aus dem Ectoderm in das Entoderm fehlt jeder tatsächliche Anhaltspunkt; auch wäre eine solche Möglichkeit natürlich von keiner grundsätzlichen Bedeutung, nachdem der entodermale Ursprung von Eizellen in den eben genannten Fällen ganz sichergestellt ist.

Innerhalb des Gonanthen bleiben die Eizellen unzweifelhaft im Entoderm (Fig. 278, 279); auch nach ihrem Übertritt in die Knospen kann ich eine Auswanderung derselben in das Ectoderm (Weismann) nicht bestätigen, sondern schließe mich im wesentlichen den Angaben de Varennes an. Die ursprüngliche Grenzlamelle verschwindet niemals von der ectodermalen Seite der Eizellen, was doch geschehen müßte, wenn diese sie durchsetzten; dagegen zeigen sich schon während ihres Aufenthalts im Gonanthen die ersten Spuren einer neuen Grenzlamelle zwischen Eizelle und Entodermepithel, die sich weiterhin immer deutlicher abhebt, so daß die in der Knospe angelangten Eizellen allseitig von einer cuticularen Hülle umgeben sind. Aber auch dann können sie noch tief ins Entodermepithel eingesenkt sein, so daß die Grenzlamelle von der ectodermalen Seite der Eizelle sich ganz glatt zwischen Ectoderm und Entoderm fortsetzt (Fig. 280).

Daß die Eizellen des Gonanthen sämtlich in Knospen eintreten und folglich nur so viele in ihn einwandern als unabhängig davon Knospen entstehen, muß ich bezweifeln; denn in älteren Gonangien befinden sich oft kleine Eizellen im Entoderm des Gonanthen, die schon durch ihre Lage im Niveau älterer Knospen, wo niemals neue Knospen entstehen, von einer weiteren Entwicklung ausgeschlossen sind und meist schon Zeichen einer Degeneration erkennen lassen. Es ist dies ein neues Beispiel von häufig fehlgehenden Eizellen.

Die jungen Knospen, die noch keine Eizellen enthalten, sind taschenförmig eng; sobald aber die Eizellen in sie eingedrungen sind, schwellen sie unter bedeutender Erweiterung des Entodermschlauchs an und werden annähernd kugelig und gestielt (Fig. 280, 281). Diese frühe

Zusammenziehung des Stiels mag eine von den Ursachen sein, weshalb in jede Knospe nur eine einzige von den großen Eizellen eintritt. — Diese letzteren, die im Gonanthen und anfangs auch in den Knospen das Entoderm tief eindrücken, werden darauf so gehoben, daß der Scheitel des Entodermschlauchs sich unter ihnen ebnet oder selbst konvex vorwölbt; später gabelt er sich in zwei kurze Äste, die die Eizelle zwischen sich fassen oder seitwärts neben ihr liegen (Fig. 282). Alle diese Formveränderungen des Entoderms können natürlich nicht auf aktive Lageveränderungen der kugeligen Eizellen zurückgeführt werden, sondern sind der Ausdruck eines selbständigen und durch die Eizellen allenfalls veranlaßten Wachstums des Entodermschlauchs. Erst zur Reifezeit der Eizellen schrumpft er zu einem kleinen Knoten zusammen, der zuletzt völlig verschwindet.

Das Ectoderm der jüngsten weiblichen Knospen ist etwas verdickt, aber noch einschichtig (Fig. 277); während der Einwanderung der Eizelle spaltet es sich jedoch bis an die Basis der Knospe in zwei Schichten (Fig. 279, 280). Die äußere Schicht oder der Mantel ist sehr dünn, unregelmäßig epithelial, stellenweise aufgeblättert und von der Unterlage überall dort, wo es der Raum gestattet, deutlich abgehoben. Die innere Schicht ist über der Eizelle dick, weiter abwärts am Entoderm meist dünner und liegt diesen beiden Teilen dicht an, stellt also das eigentliche Ectoderm der Knospe dar. An seiner freien Fläche sondert es eine Grenzlamelle ab, durch die es von dem Mantel, auch wo er dicht anliegt, scharf getrennt bleibt. Der Mantel ist aber nur an den frei liegenden, also meist nur an den untersten Knospen als eine jeder einzelnen Knospe zukommende Bildung zu erkennen; zwischen den in der Regel dicht zusammengedrängten Knospen verschmelzen jedoch ihre sich berührenden Mantelblätter zu einfachen Scheidewänden, oder beide Mantelblätter heben sich aus dem Zwischenraum hervor und bilden über beiden Knospen eine gemeinsame Decke, worauf an ihrer Stelle das eigentliche Ectoderm jener Knospen zu einer scheinbar einfachen Platte zusammengedrückt wird.

An mittelgroßen Knospen spaltet sich der dickere Teil ihres Ectoderms im Umfange der Eizelle wiederum in zwei Schichten: eine dünne Außenhülle, die sich in das übrige einfache Knospenectoderm fortsetzt, und eine innere dickere Platte, die wie eine Calotte über der Eizelle liegen bleibt (Fig. 281). Diese Platte ist natürlich als ein Innenectoderm, die ganze übrige, geschlossene Knospenhülle als ein Außenectoderm anzusprechen. Jenes Innenectoderm kommt jedoch zu keiner weiteren Entwicklung; es umwächst die Eizelle nicht, sondern

breitet sich nur auf ihrer ectodermalen Fläche aus, wobei es immer dünner wird. An reifenden Eiern sind beide Ectodermschichten aneinandergepreßt und undeutlich (Fig. 282), und gleich darauf beginnt ihre Auflösung, so daß die Embryonen nur noch von den Mantelhüllen umgeben sind. Zu gleicher Zeit atrophiert und zerreißt die tief eingezogene Deckenplatte unter der bereits geöffneten Gonotheca und gibt so den Weg frei zum Ausschwärmen der Larven aus dem Gonangium.

Nach allem gehören die weiblichen Gonanthenknospen von *Campanularia flexuosa* zu den einfachsten Keimträgern unter den Campanulariden und zeigen keine Spur eines Medusenbaues. Die vermeintliche »Entodermlamelle« Weismanns ist nichts weiter als das Innenectoderm, dessen Zusammenhang mit dem Entoderm wahrscheinlich durch einen schrägen Schnitt vorgetäuscht wurde; und die cuticulare Lamelle zwischen dem Innenectoderm und der Eizelle ist eben die ursprüngliche Grenzlamelle und hat natürlich mit einem Glockenkern, dessen Reste Weismann darin vermutete, gar nichts zu tun.

Die männlichen Gonangien. Die Spermatoblasten entstehen, wie Fraipont und Weismann richtig angeben, im Ectoderm, aber sicherlich nicht ausschließlich im Stamm und den Zweigen, sondern größtenteils im Stiel des Gonanthen. Denn in dem unteren Teil dieses Stiels sehe ich sie nur ganz vereinzelt in einer und der andern Ectodermzelle und erst in den oberen Stielringeln an denjenigen Stellen, wo die Knospen entstehen sollen, in allen Ectodermzellen nebeneinander, was eben nur durch Neubildung und nicht durch eine Teilung der ersten Keimzellen zu erklären ist (Fig. 283). Dort liegen sie im Grunde des Ectoderms zu kleinen Häufchen angesammelt; und in eine solche mit Spermatoblasten gefüllte Ectodermverdickung stülpt sich dann das Entoderm ein und stellt so eine junge Knospe her. Die männlichen Geschlechtsindividuen von *Campanularia flexuosa* entstehen also nicht wie die weiblichen als völlig indifferente Ausstülpungen der Gonanthenwand, sondern werden offenbar durch eine vorangehende lokalisierte Keimbildung des Ectoderms hervorgerufen. Sie erscheinen daher eigentlich als eine Zwischenform zwischen freien Knospen und sekundär sich absondernden Keimsäcken der Gonanthen.

Sobald die männliche Geschlechtsknospe hervorgetreten ist, beginnt eine Auflockerung ihrer äußeren Ectodermschicht; nach der Sonderung des Mantels (gemeinsame Gonophorenhülle — Weismann) verwandelt sich das darunterliegende Knospenectoderm in ein Netzwerk, das jedoch

nur kurze Zeit deutlich ist, weil seine großen, aneinandergereihten Maschen[1] sich sehr bald mit den sich vermehrenden Spermatoblasten füllen, die das sie tragende Füllgewebe bis an die Oberfläche verdecken. Dort bleibt ein dünnes Häutchen sichtbar, das aber kein selbständiges Epithel ist, sondern vielfach mit dem inneren Füllgewebe des Spermarium zusammenhängt. Eine Abspaltung eines Innenectoderms wie in den weiblichen Knospen derselben Species kommt also in den männlichen Knospen nicht vor.

Sobald die Spermatoblastenmasse sich in der angegebenen Weise im Knospenectoderm ausgebreitet hat, überdeckt sie den Entodermschlauch wie eine dicke Kappe. Der letztere bleibt in der Achse der Knospe liegen, erscheint im Querdurchschnitt gelegentlich wohl eckig, wie von Täniolen verengt (Fig. 284), aber niemals in Äste geteilt wie in den weiblichen Knospen.

Beim Vergleich der beiderlei Geschlechtsknospen von *Campanularia flexuosa* müssen die weiblichen entschieden als die weiter vorgeschrittenen bezeichnet werden. Die männlichen Knospen nähern sich, wie wir sahen, schon in ihrer ersten Entstehung den Keimsäcken der Sertulariden und Plumulariden und entwickeln später weder ein Innenectoderm noch Entodermäste; die vollkommeneren Knospen der weiblichen Gonangien erhalten dagegen beides, Innenectoderm und zwei Entodermäste, wenngleich in so primitivem Zustande, daß sie an die Organisation der Knospen von *Campanularia verticillata* und *Campanularia hincksi* nicht entfernt heranreichen. Insbesondere ist es der vollständige Mangel eines zwischen mehreren Entodermschläuchen eingeschlossenen und von einem glockenkernähnlichen Gebilde ausgefüllten Binnenraums, der die weiblichen und natürlich noch mehr die männlichen Knospen von *Campanularia flexuosa* von jeder Ähnlichkeit mit einem Medusenbau ausschließt. Auch kann dies nicht auf einer Rückbildung beruhen. Allerdings muß man in dem Innenectoderm und den zwei Entodermästen der weiblichen Knospen ganz allgemeine Homologa eines Glockenkerns und von Radialschläuchen anerkennen; beides entsteht aber so spät und bleibt so passiv auf der ersten, in jeder Hinsicht primitiven Bildungsstufe stehen, daß man darin wohl die Anfänge einer höheren Differenzierung vermuten, aber niemals die Anzeichen einer phyletischen Rückbildung erblicken kann.

---

[1] Die von DE VARENNE beschriebenen hellen und aneinandergereihten männlichen Keimzellen der jüngsten Knospen von *C. flexuosa* dürften mit jenen Maschen des Füllgewebes identisch sein.

30. Gonothyraea loveni (Taf. XVI, XVII).

De Varenne (Nr. 67, S. 642, 672—674), Weismann (Nr. 70, S. 132—142) und Wulfert (Nr. 73, S. 298—304) sind darin einig, daß sowohl in den männlichen wie in den weiblichen Stöcken von *Gonothyraea loveni* das Entoderm die Keimstätte ist, wo sich die Keimzellen differenzieren. Nur hat Weismann die Vermutung ausgesprochen, daß die Ur-Keimzellen eigentlich im Ectoderm entstehen und dann ins Entoderm überwandern, um sich dort zu differenzieren; und Wulfert will dies direkt beobachtet haben. Ferner ist de Varenne der Ansicht, daß die Keimzellen auch in den Geschlechtsknospen unter der ursprünglichen Grenzlamelle, also im Entoderm bleiben und nur sekundär durch eine neue Lamelle von ihm geschieden werden; Weismann und Wulfert behaupten dagegen, daß die Keimzellen die erste Grenzlamelle durchbrechen, also aktiv ins Ectoderm gelangen. — Nach Wulfert bilden sich manche Eizellen frühzeitig zurück, um als Nährzellen mit den eigentlichen Eizellen zu verschmelzen.

Über den Bau der Knospen und der daraus hervorgehenden medusenähnlichen Meconidien wird allgemein die Ansicht Allmans (Nr. 3, S. 55, 56) wiederholt, daß sie wirklich alle Grundlagen einer echten Hydromeduse, nämlich eine Umbrella, ein Manubrium, vier Radialkanäle, einen Ringkanal und die gewöhnlichen Tentakel besitzen. Näheres über die Entwicklung dieser Medusen berichtete wiederum erst Weismann, dessen Befunde ich nachfolgend im Auszuge wiedergebe.

Die kegelförmigen Gonangien enthalten ein Blastostyl (Gonanth) mit einer Deckenplatte und den aus ihm hervorwachsenden Knospen, die, wenigstens im weiblichen Geschlecht, schon vor dem Eindringen der Keimzellen an ihrem Scheitel einen Glockenkern entwickeln, der aber anfangs leicht zu übersehen sei. »Sind die großen Eizellen bereits eingetreten, dann drücken sie die Hüllen des Gonophors so sehr zusammen, daß es nur schwer gelingt, die Bildung der Entodermlamelle weiter zu verfolgen, zumal, wenn nun auch der Entodermschlauch des Gonophors sich anschickt zu einem mächtigen Spadix mit dreiteiliger Endfläche auszuwachsen. Die drei Eizellen, welche den normalen Inhalt eines Gonophors bilden — selten kommen vier oder fünf Eier vor — drücken die Endfläche des Spadix zu drei Nischen ein. Dabei geht aber eine bedeutungsvolle Lageveränderung der Eizellen vor sich, die ich erst erkannte, als sie mir aus theoretischen Gründen wahrscheinlich geworden war: die Eizellen brechen durch die Stützlamelle hindurch und lagern sich in die Ectodermschicht, welche den Spadix überzieht, d. h.

in das Ectoderm des Manubrium« (a. a. O. S. 135). In den größeren Knospen lasse sich dieses Ectoderm als ein feines Häutchen erkennen, das sich über die Eier wegspannt. »Auch die Wand der Glocke läßt die drei ihr zukommenden Gewebslagen deutlich erkennen, außen und innen eine dünne Ectodermschicht, dazwischen die Entodermlamelle« (a. a. O. S. 136). Über die Entstehung der Radialkanäle und Tentakel wird nichts angegeben.

In den männlichen Knospen dringen die Spermatoblasten aus dem Entoderm in den Glockenkern ein, der als apicale Ectodermverdickung zuerst die Entodermkuppe tief eindrückt, worauf sie sich aber zum Spadix erhebt. Der Glockenkern spalte sich in die bekannten zwei Blätter; das innere ist noch in älteren Knospen als Überzug des Spermarium, bzw. des Manubrium sichtbar. Die Bemerkung Allmans, daß in den männlichen Meconidien die Radialkanäle in der Regel fehlen und die Tentakel weniger zahlreich und schwächer seien, wird von Weismann bestätigt. »Die rudimentäre Beschaffenheit der Tentakel bei den männlichen Meconidien macht es wahrscheinlich, daß sie ihre vollkommene und regelmäßige Entwicklung bei den Weibchen einer Funktion verdanken, die sie hier übernommen haben. Da sie nun als Waffen nicht betrachtet werden können wegen Mangel an Nesselkapseln, da sie sich ferner erst kurz vor der Reife der Eier entfalten, um gleich nach erfolgter Befruchtung einzuschrumpfen, so möchte ich hier wie bei *Eudendrium* annehmen, daß sie die Aufgabe haben, den Samengehalt des umgebenden Wassers zu erkennen und zur Öffnung des Glockenmundes den Anstoß zu geben« (a. a. O. S. 136). — Endlich ist noch das Vorkommen steriler Gonangien in beiden Geschlechtern zu erwähnen.

Wulfert bestätigt im großen und ganzen die Darstellung Weismanns; doch will er die Radialkanäle in den männlichen Meconidien ebenso ständig wie in den weiblichen gefunden haben.

Ich habe *Gonothyraea loveni* aus Neapel, Helgoland und Roscoff erhalten und nur in gewissen Äußerlichkeiten verschieden gefunden, namentlich in der Zahl und Anhäufung der Knospen in den Gonangien, was allerdings für die Untersuchung von praktischer Bedeutung sein kann, sonst aber natürlich belanglos ist. — Die Gonangien entspringen einzeln oder zu mehreren an der Basis der Hydranthen (Weismann), sind anfangs kolbenförmig, dann lang kegelförmig, in der Regel ohne eingebuchtete Endfläche, und ihre Gonanthen erzeugen unter der Deckenplatte gerade so wie bei *Campanularia flexuosa* 1—2 Reihen von halbkugeligen, später gestielten kugeligen Knospen (Fig. 346).

In den Gonanthen der weiblichen Gonangien habe ich in der Regel schon vor der Entstehung der Knospen Eizellen angetroffen, die, wie bekannt (s. o.), aus dem Entoderm der Zweige dorthin einwandern (Fig. 326). Ihre Herkunft aus dem Ectoderm kann ich trotz der Durchsicht zahlreicher Schnitte nicht bestätigen; ich muß es daher dahingestellt sein lassen, ob die positive Beobachtung Wulferts richtig ist, daß sie aus dem Ectoderm einwandern. Von grundsätzlicher Bedeutung ist aber die Entscheidung dieser Frage nicht, nachdem ich in zahlreichen Fällen ebensowohl den entodermalen wie den ectodermalen Ursprung der Eizellen der Hydropolypen mit aller Bestimmtheit nachgewiesen habe.

Der Übertritt der Eizellen aus dem Gonanthen in die Knospen wechselt in jeder Beziehung in sehr merkwürdiger Weise. Neben Gonangien, deren Knospen und Meconidien sämtlich drei bis fünf Eizellen enthalten, gibt es andre, deren Knospen und Meconidien teils nur ein bis zwei oder gar keine Eizellen aufgenommen haben. Die vollkommene Sterilität solcher Knospen beweist, daß, wie schon Weismann hervorhob, und ich es auch bei andern sessil bleibenden Knospen (*Campanularia flexuosa*, *C. calyculata*) bestätigt fand, die Entstehung und Ausbildung der Knospen von der Einwanderung der Keimzellen unabhängig sein kann. Sind neben diesen sterilen Knospen andre ältere Knospen desselben Gonangium mit höchstens ein bis zwei Eizellen besetzt, und der Vorrat des Gonanthen an solchen dennoch erschöpft, so folgt daraus weiter, daß eine bestimmte Wechselbeziehung zwischen der Zahl und dem Umfang der in den Knospen vorbereiteten Reifungsstätten und der Zahl der Eizellen, die davon Gebrauch machen können, keineswegs besteht.

Dazu kommen die zahlreichen Beispiele von fehlgegangenen Eizellen. So beobachtete ich Gonangien, deren Meconidien sämtlich ausgetreten waren und außen ansaßen, und deren halbatrophische Gonanthen trotzdem noch einige oder mehrere junge Eizellen enthielten, die dort natürlich zugrunde gehen mußten. In andern Gonangien fanden sich im Gonanthen unmittelbar neben dem Stiel steriler Meconidien Eizellen, die an Größe reifen Eiern nahestanden und schon deshalb nicht mehr durch den dünnen Stiel an die normale Reifungsstätte hätten einwandern können, so daß sie ebenfalls als fehlgegangene Eizellen zu gelten hätten. — Alle diese, wie gesagt, nicht seltenen Befunde sind wenig geeignet die Vorstellung zu unterstützen, daß irgendein innerer Trieb die Eizellen in die Knospen aktiv einzuwandern zwingt; und die gleich zu schildernde Entwicklung der Knospen liefert vollends positive Zeugnisse gegen jene Ansicht.

Die jüngsten Gonangien stellen sich als geringelte Stiele mit einem kolbig angeschwollenen Ende dar, das sich bald bedeutend vergrößert und dabei kegelförmig wird (Fig. 326, 327); dadurch verwandelt es sich in das eigentliche, dem Stiel aufsitzende Gonangium. Der darin befindliche, entsprechend gebildete Gonanth sondert sich alsdann durch eine quere Einschnürung in die zukünftige Deckenplatte und den noch kurzen Körper, an dem die gleichzeitig hinter der Einschnürung erscheinende erste Knospe den ganzen Abstand zwischen Deckenplatte und Stiel einnimmt. Der Boden für die übrigen, darunter folgenden Knospen wird ebenso wie bei *Campanularia flexuosa* erst durch das weitere Wachstum des Gonanthen vom Stiel aus gewonnen. Diese Wachstumsbewegung ist aber keine gleichmäßige, da die damit verbundenen Ausbuchtungen der Gonanthenwand, woraus die Knospen entstehen, nur aus einer überwiegenden Ausbreitung der Wand an denselben Stellen zu verstehen sind. Damit stimmt dann auch überein, daß das Entoderm in der Knospungszone viel dicker wird als im übrigen Gonanthen (Fig. 330, 331).

Durch diese bedeutende Wachstumsbewegung müssen natürlich auch die im Entoderm des Stiels befindlichen Eizellen in die Region der Knospen und schließlich in diese selbst passiv vorgeschoben werden, ohne daß die Annahme einer selbständigen Fortbewegung dieser Zellen notwendig erschiene. Anderseits muß aber eine solche Annahme schon an sich Bedenken erregen. Sie mag dort am Platze sein, wo die Eizellen mehr oder weniger abgeflacht unter dem Entodermepithel liegen und daher ohne Schwierigkeit unter ihm fortgleiten können, was vielleicht in den Zweigen des Stockes vorkommt. Im Gonanthen sind aber die Eizellen in der Regel schon so groß und abgerundet, daß sie das Entoderm sackartig ausbuchten; und da sie diese Buchten bis zum Eintritt in die Knospen nicht verlassen, so ist die Möglichkeit ausgeschlossen, daß sie trotzdem durch Eigenbewegung an ihren definitiven Platz gelangen.

Nun gibt es freilich jüngste buckelförmige Knospenanlagen, die weder in ihrem Innern noch unter ihrer Basis Eizellen erkennen lassen, so daß die Wachstumsbewegung der Gonanthenwand für den nachträglichen Import von Eizellen in solchen Knospen nicht in Frage käme (Fig. 327). Derartige Befunde traf ich aber nur ausnahmsweise und zwar erstens in den völlig sterilen Gonangien und ferner dort, wo die Gonanthen nur ganz wenige Eizellen enthielten und daneben schon einzelne ältere sterile Knospen trugen. In solchen Fällen ist es also sehr wahrscheinlich, daß die leeren Knospenanlagen eben auch dauernd steril geblieben wären. Dagegen enthalten nach meinen Beobachtungen die

Knospen der normalen, mit einer genügenden Anzahl von Eizellen besetzten Gonanthen schon in ihrer ersten Anlage ebensolche in das Entoderm tief eingesenkte Eizellen, und zwar aus dem einfachen Grunde, weil jene Anlagen nichts weiter sind als die durch Wachstum ausgebuchteten Teile der Gonanthenwand. Wo eine Einwanderung von Eizellen in die Knospen nachweisbar ist, gelangen sie durchaus passiv dorthin und behalten dabei ihre ursprüngliche Lage in den tiefen Buchten des Entoderms.

Ich kann daher Weismann darin nicht zustimmen, daß die Eizellen von *Gonothyraea loveni* nach ihrem Eintritt in die Knospen die Grenzlamelle durchbrechen, dadurch aus dem Entoderm heraustreten und dann erst die Kuppe des Entodermschlauchs eindrücken (s. o.). Nach meinen Beobachtungen findet vielmehr gerade das Gegenteil statt: nachdem die ins Entoderm tief eingedrückten Eizellen in die Knospen gelangt sind, beginnen sehr bald selbständige Veränderungen des Entoderms, wodurch die schon vorhandenen Nischen ausgeglichen und die Eizellen gehoben und ins Ectoderm verlagert werden.

Für die Feststellung dieser Tatsachen habe ich wie immer Längs- und Querdurchschnitte der Knospen[1] benutzt. Sind die letzteren noch einfache, nicht abgeschnürte Vorwölbungen der Gonanthenwand und mit Eizellen besetzt, so sieht man auf passenden Längsdurchschnitten, daß die Eizellen noch unter der Kuppe des Entodermschlauches liegen, die sie breit überragt (Fig. 330, 331 *a*). Die Querdurchschnitte solcher Knospen zeigen, daß die Eizellen den Schlauch allseitig tief einbuchten, und daß er zwischen ihnen überall bis an das Ectoderm reicht (Fig. 328).

In etwas älteren, in der Abschnürung begriffenen Knospen ist der Entodermschlauch unter den Eizellen bedeutend verbreitert, umgreift sie aber nicht mehr so weit wie früher (Fig. 331 *b*); seine vorher breite Kuppe hat sich aber zu einem schmalen Zapfen zusammengezogen, der die Eizellen nach oben ganz frei legt, so daß sie nur noch zur Hälfte in flachen Mulden liegen, zur Hälfte aber aus dem Entoderm vorragen. Da sie zur selben Zeit noch wenig gewachsen sind und der Zapfen sie überragt, so kann die Zusammenziehung des Entoderms nicht unter ihrem Druck, sondern nur selbständig erfolgt sein; und diese aktive Formveränderung des Entoderms hat zur Folge, daß die früheren Nischen der Eizellen flacher und endlich ganz ausgeglichen werden, wodurch

[1] Dies ist natürlich nicht gleichbedeutend mit solchen Durchschnitten ganzer Gonangien; denn die Knospen stehen schräg zur Längsachse ihrer Träger. Daher sind auch die bisher üblichen, an ganzen Gonangien gewonnenen optischen Durchschnitte zu dem genannten Zweck meist ganz ungenügend.

die letzteren ganz passiv aus dem Entoderm herausgehoben werden. In den nächstälteren Knospen (Fig. 331 *c*) ist der apicale Entodermzapfen entweder ganz verschwunden oder von den großen, zusammenstoßenden Eizellen zur Seite gedrängt worden, so daß sie nunmehr ganz außerhalb des Entoderms liegen.

Aus diesem Verlauf der Entwicklung des Knospenentoderms folgt also, daß die Eizellen nach ihrem Eintritt in die Knospen nicht das erstere einbuchten, sondern umgekehrt durch dessen Zusammenziehung aus den früheren Buchten herausgehoben werden, gerade so wie es bei so vielen andern Thecaphora und Athecata geschieht (*Hydractinia, Clava, Sertularia* usw.).

Die selbständige Tätigkeit des Knospenentoderms zeigt sich aber noch in weiteren Bildungen. Denn außer dem schon beschriebenen hohlen Zapfen, der, wie es scheint, häufig erhalten bleibt, entwickeln sich in den älteren Knospen regelmäßig noch andre derartige Entodermzapfen und verlängern sich meist zu cylindrischen Schläuchen[1]. Diese Verästelung oder Spaltung des Entodermschlauchs schreitet abwärts bis unter die Eizellen fort, indem er sich erst entsprechend einkerbt und dann teilt (Fig. 334—337). Die Eizellen passen sich einerseits diesen Schläuchen an, indem sie durch dieselben abgeplattet oder eingebuchtet werden, anderseits bestimmen sie durch ihre Größe und Lagerung die Richtung, in der die sich neubildenden Schläuche aufwachsen. Daher ist die Anordnung dieser Schläuche bei *Gonothyraea loveni* so wenig regelmäßig wie ihre Zahl. Die centrale Lage einer Röhre ist häufig, aber nicht schlechtweg die Regel; denn ungefähr ebenso oft trifft man alle zwei bis drei Röhren in peripherer Lage (Fig. 337), und bisweilen enthält eine Knospe nur einen einzigen Schlauch mit Andeutungen einer beginnenden Teilung im basalen Abschnitt.

Die Entwicklung dieser Entodermschläuche bestätigt aber nicht nur die selbständige, vom Einfluß der Eizellen im ganzen unabhängige Formbildung des Knospenentoderms von *Gonothyraea*, sondern beweist auch, daß sie dieselbe Bedeutung haben wie die entsprechenden Teile in den Geschlechtsknospen von *Campanularia flexuosa* (S. 207). Die Entodermschläuche in den Geschlechtsknospen von *Gonothyraea loveni* sind den Radialschläuchen der Medusenknospen im allgemeinen homolog, ohne deshalb den Medusenbau der sie enthaltenden Knospen zu begründen. Denn abgesehen von ihrer

[1] Es mag sein, daß diese von mir häufig beobachtete Cylinderform der Schläuche in andern Fällen durch eine mehr lappige Form ersetzt wird.

unregelmäßigen Lage und wechselnden Zahl gehören zu einem wirklichen Medusenbau noch andre fundamentale Bildungen, die, wie sich gleich zeigen wird, bei *Gonothyraea* ebenso fehlen wie bei *Campanularia flexuosa*. — Eins sei hier aber noch hervorgehoben, daß nämlich infolge der Deutung jener Entodermschläuche von *Gonothyraea* als Homologa von Radialschläuchen die Bezeichnung des ganzen Knospenentoderms als einer »verästelten Spadix« unstatthaft wird, worüber ich mich schon früher näher ausgesprochen habe.

Ich gehe jetzt zur Untersuchung des Ectoderms der weiblichen Gonanthenknospen von *Gonothyraea loveni* über. Schon in den jüngsten dieser Knospen zeigt sich eine Verdickung ihres Ectoderms, die am Scheitel am dicksten ist und gegen die Basis abnimmt (Fig. 330 *a*). Der bloßen Verdickung des einschichtigen Ectodermepithels folgt eine Zellenvermehrung und Schichtung in ihm, worauf die äußerste Zellenlage sich als Mantel abhebt (Fig. 327, 329). Jede Knospe hat ursprünglich ihren eignen Mantel; infolge der Zusammendrängung der Knospen verwachsen aber ihre Mäntel in der bei *Campanularia flexuosa* geschilderten Weise (S. 207, Fig. 331, 346). Gleich nach der Mantelbildung tritt am Scheitel der Knospe eine nach innen gerichtete Wucherung des Ectoderms auf, die das darunterliegende Entoderm etwas eindrückt und alsbald sich vom übrigen Ectoderm ablöst, wobei schon eine Zweischichtung, der Vorläufer einer Aushöhlung sichtbar wird (Fig. 330 *b*). Es ist ein ebensolches glockenkernähnliches Innenectoderm, wie ich es bereits von *Sertularia*, *Hydractinia* und *Clava* beschrieben habe.

Am größten ist diese Übereinstimmung mit dem Innenectoderm von *Clava*, denn auch bei *Gonothyraea* löst sich eine äquatoriale einschichtige Zone neben dem Rande des linsenförmigen Innenectoderms vom Ectoderm ab und breitet sich pari passu mit jenem auf dessen Außenseite abwärts aus (Fig. 331 *a*, *b*, *c*). Diese der »Kappe« von *Clava* homologe Schicht von *Gonothyraea loveni* nenne ich aus einem später ersichtlichen Grunde die Tentakelplatte. Unterdessen hat sich das übrige eigentliche Innenectoderm sackartig ausgehöhlt, abgeplattet und abwärts über die Eizellen und Entodermteile auszudehnen begonnen, wobei seine beiden, durch eine bald weitere, bald engere Höhlung getrennten Blätter sich auffallend verdünnen.

Das eben beschriebene Innenectoderm und die Tentakelplatte von *Gonothyraea loveni* sind zweifellos identisch mit dem »Glockenkern« und der »Entodermlamelle« in den Darstellungen von Weismann und Wulfert. Der wichtigste sachliche Unterschied in unsern beiderseitigen Angaben betrifft den Ursprung der Tentakelplatte. Bei beiden

eben genannten Beobachtern fehlt jeder präcise Nachweis des entodermalen Ursprungs der vermeintlichen Entodermlamelle, die wegen der darin angeblich entstehenden Radialkanäle notwendigerweise eine zweischichtige sein müßte. Wulfert, der die Entwicklung der Knospen von *Gonothyraea loveni* doch nur nebensächlich behandelt, geht über die Entstehung der Entodermlamelle kurz hinweg. Weismann zeichnet in der einzigen bezüglichen Abbildung, nämlich in dem optischen Durchschnitt einer ganz jungen Knospe (Nr. 70, Taf. X Fig. 5) auf einer Seite einen dicken »Radialkanal«, während auf der andern Seite jede Spur einer Entodermlamelle fehlt — ein Tatbestand, den ich nach Beobachtungen an zahlreichen Durchschnittsserien für einfach unmöglich erklären muß. Denn erstens legt sich die Tentakelplatte (Entodermlamelle) stets einschichtig an und enthält niemals irgend etwas den Radialkanälen Ähnliches, und ferner muß ich ihren Zusammenhang mit dem Entodermrande ebenso wie für die homologe »Kappe« von *Clava* entschieden bestreiten. Allerdings kommen bei weniger gelungenen Durchschnitten älterer Knospen gelegentlich Bilder vor, in denen jener Zusammenhang wenigstens denkbar erscheint; entscheidend ist aber der Umstand, daß in allen besseren Präparaten derselben Art der untere Rand der Tentakelplatte durch die kontinuierlich über das Entoderm und die Eizellen fortlaufende Grenzlamelle von diesen Teilen unzweideutig getrennt zu sehen ist und zudem gerade anfangs im Bereich der Eizellen um deren ganze Höhe vom Entodermrande absteht (Fig. 331 *a*, *b*). Angesichts dieser Befunde halte ich es für gänzlich ausgeschlossen, daß die Tentakelplatte aus einer Duplikatur des Entoderms hervorgehen könnte.

Sollten aber alle diese Beobachtungen gegenüber der nun einmal so lange eingebürgerten Theorie von der Existenz einer zweischichtigen Entodermlamelle nicht beweiskräftig genug erscheinen, so sei schließlich noch darauf hingewiesen, daß für den Vergleich der Geschlechtsindividuen von *Gonothyraea loveni* mit echten Medusen, worauf es doch vor allem ankommt, eine wirkliche Entodermlamelle nur von negativer Bedeutung wäre. Denn nachdem ich bei allen von mir untersuchten Hydromedusen (außer den schon beschriebenen noch *Obelia* und *Clytia*) als Grundlage der umbrellaren Entodermteile nur die getrennten Radialschläuche gefunden und deren Homologa bei den Campanularien und bei *Gonothyraea* selbst einwärts vom Innenectoderm nachgewiesen habe, würden die Geschlechtsindividuen derselben *Gonothyraea* gerade durch den Besitz der fraglichen Entodermlamelle sich von allen Medusen und medusenähnlichen Bildungen grundsätzlich unterscheiden.

Es fehlt also auch jedes theoretische Motiv, für den entodermalen Ursprung der von mir sogenannten Tentakelplatte irgendwelche hypothetische »Möglichkeiten« anzurufen und meine entgegengesetzten Beobachtungen zu bezweifeln.

Das Innenectoderm von *Gonothyraea* verhält sich nun nicht bloß nach seiner Anlage, sondern auch in seiner weiteren Entwicklung ebenso wie dasjenige von *Hydractinia* und von *Sertularia*. Es überzieht kappenförmig die centrale Masse des Entoderms und der Eizellen, wobei eben auch die beschriebenen Homologa der Radialschläuche unter jene Kappe gelangen. Seine innere Schicht (Manubrium-Ectoderm, Weismann) zieht anfangs glatt über die ins Entoderm eingesenkten Eizellen hin; sobald aber die letzteren aus den Entodermnischen herausgehoben werden, beginnt jene Schicht sie mit einem dünnen Füllgewebe zu umspinnen, das wegen seiner außerordentlichen Zartheit allerdings nur selten ganz deutlich hervortritt (Fig. 334—336). Da die Eizellen auf diese bisher nicht beobachtete Weise unzweifelhaft ins Ectoderm geraten, gehe ich auf eine Untersuchung darüber nicht mehr ein, ob sie dabei die sie ursprünglich bedeckende Grenzlamelle »durchbrechen«. An den schon halb aus den Entodermbuchten vorragenden Eizellen ist diese Lamelle noch nachweisbar (s. o.), später freilich nicht mehr, was aber nach allem, was ich über den Schwund und die Neubildung von Grenzlamellen beobachtet habe, ganz unerheblich ist.

Das ganze Innenectoderm und seine Höhlung dehnen sich in den der Reife entgegengehenden Knospen immer tiefer, zuletzt bis an deren Basis aus, und rufen dadurch unverkennbar das Bild einer Glockenhöhle im Umfange eines mächtigen Manubrium hervor. Es ist aber nach dem Gesagten klar, und ich werde noch darauf zurückkommen, daß dieses Bild ein täuschendes ist. — In den aus dem Gonangium herausgetretenen fertigen Knospen oder den Meconidien löst sich das innere Blatt des Innenectoderms auf und seine Reste ziehen sich darauf unter den dadurch frei gewordenen Embryonen zu einer Scheibe zusammen (vgl. Fig. 344).

Sehr merkwürdig sind die Umbildungen der Tentakelplatte. Man kann sie in ihrer ersten Anlage als einen Ring mit spindelförmigem Durchschnitt bezeichnen (Fig. 331 *b*). Dieser Ring verbreitert sich dann nicht nur abwärts im Verein mit dem Innenectoderm, sondern zieht sich auch gegen den Scheitel der Knospe bis auf eine kleine runde Lücke zusammen, so zwar daß sein diese letztere umkreisender Rand immer noch etwas von dem früheren spindelförmigen Durchschnitt behält, also gegenüber der übrigen dünnen Schicht verdickt erscheint (Fig. 333).

Auch das darüber befindliche apicale Außenectoderm verdickt sich ansehnlich und senkt sich durch die Ringöffnung bis zum Innenectoderm ein. Diese Anschwellungen beider Ectodermschichten werden in der Folgezeit fortdauernd stärker; dann buchtet sich das Innenectoderm (ähnlich wie bei *Clava*) in die den Ring ausfüllende Masse des Außenectoderms aus und bereitet so die kanalförmige Durchbohrung dieser Masse und damit die Eröffnung der das Ovarium umgebenden Höhlung (Glockenhöhle aut.) vor (Fig. 338).

Währenddessen hat sich das verdickte apicale Außenectoderm zu einem mehr oder weniger vorspringenden Polster zusammengezogen, unter dem der Randwulst der Tentakelplatte als heller Körper hervortritt, da seine Zellen sich vergrößert haben und blasig geworden sind. In dieser Zeit beginnen im ganzen ringförmigen Umfange dieses Randwulstes solide Fortsätze aus ihm in das Ectodermpolster hineinzuwachsen und es in entsprechende Zapfen vorzutreiben, woraus die Tentakel der Meconidien hervorgehen (Fig. 332). In jenen dünnen Fortsätzen der Tentakelplatte habe ich anfangs nur eine dunkle axiale Linie, aber keine Zellen erkennen können; später bestehen sie allerdings aus einer einzigen Reihe von blasigen Zellen und erinnern daher unverkennbar an die entodermalen Achsen der Tentakel von Hydranthen und Medusen (Fig. 344). Ungefähr um dieselbe Zeit, wann die Tentakel entstehen, sehe ich den Randwulst der Tentakelplatte sich aushöhlen (Ringkanal aut.).

Was Allman und Weismann über die Verschiedenheit der Tentakel an den männlichen und weiblichen Meconidien von *Gonothyraea loveni* bemerken, glaube ich bestätigen zu können: die Tentakel der weiblichen Knospen entstehen nicht nur früher, sondern scheinen mir im allgemeinen länger zu sein. Ebenso schließe ich mich der Ansicht Weismanns an, daß sie irgendeine Funktion bei der Befruchtung haben. Ich verweise dabei nicht nur auf die echten Medusententakel von *Campanularia calyculata*, sondern überhaupt auf alle die verschiedenen Einrichtungen (Acrocysten, Gallertzapfen, Gallertfäden), die andre Thecaphora zu demselben Zweck erworben haben (S. 155, 176, 203).

Von den seit Allman immer wieder beschriebenen meridionalen Kanälen der Tentakelplatte habe ich niemals eine Spur angetroffen, obgleich ich zahlreiche Querschnittserien daraufhin untersucht habe. Trotzdem will ich ihr Vorkommen nicht für alle Meconidien bestreiten, da es nach den einander widersprechenden Behauptungen über ihre Existenz in den männlichen Meconidien (S. 211) wohl möglich ist, daß sie keine beständigen Bildungen sind, sondern nur gelegentlich erscheinen.

Doch hätten sie als Spaltbildungen in einer dünnen ectodermalen Schicht unter keinen Umständen irgendwelche genetische Beziehungen zu den Radialkanälen der Medusen.

Ungefähr zur Zeit der Eireife treten die fertig entwickelten Knospen nach der Auflösung des Mantels und nach dem Durchbruch der Deckenplatte und der Gonotheca als »Meconidien« aus dem Gonangium hervor, wobei sie an ihre verlängerten Stiele befestigt bleiben. Ausnahmsweise traf ich aber auch in der Entwicklung noch zurückgebliebene Knospen ohne Tentakel und mit unreifen Eiern außerhalb des Gonangium an. — Etwas vor der Eireife beginnt die schon erwähnte Rückbildung des die Eizellen bedeckenden Innenectoderms und des Entodermschlauchs, der sich zuletzt zu einem formlosen Klümpchen im Grunde des Eibehälters zusammenzieht.

Noch wäre über die sterilen Knospen zu bemerken, daß ihr Entodermschlauch regelmäßiger erscheint als in den übrigen Knospen, indem er stets nur einen centralen Zapfen darstellt, aber keine unregelmäßigen Äste hervortreibt. Frühzeitig zieht er sich zurück zugunsten des sich verdickenden Innenectoderms und der ebenfalls verdickten, aber einschichtig bleibenden Tentakelplatte.

Die männlichen Gonangien. Die ersten Knospen der Gonanthen erscheinen ähnlich wie bei *Campanularia verticillata* als platte Taschen; erst in älteren Gonangien sind die neuen Knospen, die stets unterhalb der schon vorhandenen älteren Knospen auftreten, buckel- oder birnförmig. — Nach geeigneter Tinktion heben sich die im Entoderm befindlichen männlichen Keimzellen durch ihre intensive Färbung sehr deutlich von den sie umgebenden hellen Entodermzellen ab. Die ectodermale Herkunft der in den Polypenzweigen vorkommenden Spermatoblasten (Wulfert) kann ich nicht bestätigen, ohne sie deshalb bestreiten zu wollen. Dagegen habe ich mich davon überzeugt, daß die in den Knospen anzutreffenden Spermatoblasten nur teilweise aus dem Entoderm des Gonanthen einwandern, teilweise aber im Entoderm der Knospe selbst entstehen, wie es aus den folgenden, an Neapler Stöckchen von *Gonothyraea loveni* angestellten Beobachtungen hervorgeht.

Die eben fertig gesonderten und in der Regel gruppenweise angehäuften Spermatoblasten der jungen Knospen sind ungefähr ebenso groß wie die normalen Entodermzellen, zwischen denen sie mit ebenen Flächen und scharfen Kanten eingekeilt liegen, so daß das ganze Gefüge wie ein unregelmäßiges Gemäuer aussieht (Fig. 339). Sie enthalten anfangs einen, später zwei, drei und mehr Kerne, die sich in Größe und

Färbung zunächst gar nicht von den Kernen der sie umgebenden Entodermzellen unterscheiden. Dagegen färbt sich das Plasma der Spermatoblasten durchweg ebenso stark wie die Kerne, die meist noch von einem dunkleren Ring umgeben sind. Außer diesen in der Kuppe des Entodermschlauchs sich anhäufenden Gruppen von Spermatoblasten finden sich weiter abwärts ebensolche dunkle Elemente, die genau die basale Hälfte des für eine einzelne Epithelzelle bestimmten Raumes einnehmen, während die andre davon scharf getrennte Hälfte dasselbe klare Plasma nebst Kern[1] enthält wie die angrenzenden, aber doppelt so hohen Epithelzellen (Fig. 339, 340, 345). Daneben sah ich aber auch Epithelzellen mit zwei bis drei Kernen, von denen der der Zellenbasis zunächstliegende Kern von einer dunklen, aber die Außengrenze noch nicht erreichenden Plasmazone umgeben war. Letzteres zeigte sich auch nicht selten an einkernigen Zellen; doch mag ein zweiter distaler Kern dort nicht wirklich gefehlt haben, sondern nur außerhalb des Schnittes geblieben sein.

Stellt man nun diese nebeneinander vorkommenden Befunde zusammen, so ergibt sich dieselbe Entwicklungsreihe, wie bei der entodermalen Entstehung der Eizellen von *Corydendrium*, *Clava*, *Sertularia* usw. (S. 59, 80, 113): eine einfache Entodermzelle wird mehrkernig, das Plasma verdichtet sich um den basalen Kern und trennt sich zuletzt von der klar bleibenden distalen Zellenhälfte, die als einfache Epithelzelle fortdauert, während die proximale Hälfte mit dem verdichteten Plasma zu einem Spermatoblasten wird. Er unterscheidet sich aber von einer Eizelle durch die unveränderte eckige Form und die Indifferenz des Kerns, der sich erst sekundär vervielfältigt.

Bis auf eine noch zu erwähnende Ausnahme sah ich den eben beschriebenen Vorgang in allen von mir untersuchten jüngeren männlichen Knospen sich in gleicher Weise wiederholen und fortsetzen. Der Kontur der Knospen und namentlich des Entoderms blieb dabei unverändert und die Samenzellenbildung ging in ihm innerhalb der Grenzlamelle vor sich. Anfangs bilden die Samenzellen weder eine gleichmäßige, noch eine zusammenhängende Kappe über dem Scheitel des Entodermschlauchs, sondern treten in einzelnen Gruppen auf (Fig. 340, 341); allmählich treten jedoch diese miteinander in Verbindung und die ganze Masse breitet sich zugleich ins Innere des verdickten Entoderms aus, indem immer neue Entodermzellen zur Bildung von Spermatoblasten

[1] Dieser Kern liegt zuweilen außerhalb des Schnittes und scheint dann zu fehlen.

herangezogen werden (Fig. 342). Bei dieser unregelmäßigen Ausdehnung der Samenzellenmasse bleiben Inseln und Stränge des unveränderten Entoderms dazwischen zurück, die bis an die ursprüngliche Grenzlamelle reichen, so daß jene Masse selbst in vollkommen gestielten Knospen noch vollständig innerhalb des Entoderms ruht. Im weiteren Verlauf der Entwicklung schwinden jene Inseln und soliden Stränge des Entoderms, indem sie zur weiteren Keimzellenbildung verbraucht werden; doch kommt es oft vor, daß abgeschnürte Entodermballen noch längere Zeit in der Keimzellenmasse zurückbleiben, bis diese schon ein regelmäßiges Polster über dem ebenfalls veränderten Entodermschlauch bildet (Fig. 343).

Diese mitten im Spermarium anzutreffenden Entodermreste bezeugen es ganz unzweideutig, daß das Spermarium nicht nur größtenteils aus dem Knospenentoderm entsteht, sondern auch bis zu seiner vollständigen Trennung von ihm in dessen ursprünglichen Bereich verbleibt. Diese Trennung erfolgt aber in derselben Weise wie ich es von den weiblichen Knospen von *Gonothyraea*, sowie von vielen Thecaphora und Athecata, namentlich *Sertularia*, *Diphasia*, *Hydractinia* und *Clava* geschildert habe, nämlich wesentlich durch die Tätigkeit des Entoderms.

Während der Ausbreitung der Keimzellenmasse wird das gleichzeitig wachsende Entoderm der Knospe nicht nur in der beschriebenen Weise zerteilt, sondern auch unregelmäßig gegen die Lichtung ausgebuchtet, gerade so wie durch die Eizellen in den weiblichen Knospen. Und ebenso wie dort beginnt zu einer gewissen Zeit eine aktive Formveränderung des Entodermschlauchs: er zieht sich unter Ausgleichung aller Ausbuchtungen so zusammen, daß er die proximale Hälfte der Knospe einnimmt und mit einer ebenen Fläche an das plankonvexe Spermarium stößt (Fig. 343). Dieses besteht dann noch immer aus dem mauerähnlichen Gefüge der etwas vergrößerten vielkernigen Spermatoblasten, die daher bei der genannten Formveränderung des Spermarium keine aktive Rolle spielen können. Dann zeigt sich zwischen beiden Teilen, dem Spermarium und dem Entodermschlauch eine Grenzlamelle, die natürlich nur eine Neubildung sein kann, da die ursprüngliche Grenzlamelle noch kurz vorher an der konvexen Außenfläche des Spermarium sichtbar war, und die im letzteren enthaltenen Entodermballen doch nicht außerhalb derselben Lamelle liegen können. Das Spermarium von *Gonothyraea loveni* tritt also ebenso wie dasjenige von *Hydractinia* oder wie die Eizellen der vorhin genannten Hydropolypen durchaus passiv aus dem Entoderm heraus.

Später buchtet sich der Entodermschlauch der männlichen Knospen von *Gonothyraea* nach oben gegen das Spermarium aus, das infolgedessen an den Seiten des Entoderms bis zum Knospenstiel hinabgleitet und es haubenförmig überzieht (Fig. 346). Bisweilen wächst der Entodermschlauch auch in den männlichen Knospen von *Gonothyraea* in drei Lappen aus; in der Regel sind aber die beiden seitlichen Lappen schwach entwickelt und nur der mittlere durchzieht gewissermaßen die Achse des Spermarium.

Die geschilderte Entwicklung der Spermatoblasten innerhalb der Knospen bezieht sich natürlich nur auf einen, wenngleich wohl den größten Teil des Spermarium, da es leicht zu konstatieren ist, daß einige Spermatoblasten aus dem Gonanthen in die Knospen einwandern (Fig. 345). Es ist also einmal sicher, daß die Keimzone der männlichen *Gonothyraea loveni* nicht auf die Polypenzweige beschränkt ist, sondern sich von dort aus bis in die Knospen ausdehnt, ähnlich wie nach meinen Beobachtungen eine solche Ausdehnung auch bei andern Hydropolypen stattfindet (*Pennaria, Hydractinia, Clava, Sertularella* usw.). — Zweitens wäre die Frage zu erwägen, ob der beschriebene entodermale Ursprung der in den Knospen anzutreffenden Samenzellen in direktem Widerspruch steht mit der Angabe Wulferts, daß die cönosarcalen Samenzellen ectodermalen Ursprungs seien. Nach meinen obigen Befunden müßte ich diese Angabe deshalb für nicht sehr wahrscheinlich erklären, weil eine zweifache Keimstätte innerhalb derselben Art und desselben Geschlechts bisher nirgends sicher nachgewiesen ist. Nun habe ich aber eine Beobachtung gemacht, die hier ins Gewicht fällt.

Die jüngste der von mir näher untersuchten männlichen Knospen von *Gonothyraea loveni* (Fig. 345) zeigt an der Basis eben eingewanderte oder einwandernde entodermale Samenzellen, außerdem aber am flachen Scheitel eine einfache Lage von Samenzellen, die völlig außerhalb des scharf begrenzten Entoderms, ihm nur aufliegen und sich unzweideutig im Bereiche des Ectoderms befinden. Sie nehmen nur die tiefere Hälfte des Ectodermepithels ein und werden von Ectodermzellen bedeckt, die scheinbar nicht abgeplattet, aber nur halb so hoch sind als die Ectodermzellen jenseits der Samenzellenlage. Dieser Befund kann auf zweierlei Art gedeutet werden: entweder sind diese Samenzellen gerade so durch Teilung aus den apicalen Ectodermzellen hervorgegangen wie die übrigen Samenzellen aus Entodermzellen, oder sie sind ebenfalls im Entoderm entstanden, aber alsbald ins Ectoderm übergetreten.

Für ihren ectodermalen Ursprung und gegen ihre Einwanderung

aus dem Entoderm sprechen mehrere sachliche Gründe, vor allem der Umstand, daß sie und das Ectodermepithel über und neben ihnen die gleichen Form- und Lagebeziehungen zeigen, wie die im Entoderm entstehenden Samenzellen und deren Umgebung. Dazu kommt, daß, wie vorhin gezeigt wurde, in allen übrigen Fällen ein wirklicher und aktiver Übergang der Samenzellen aus dem Knospenentoderm in das Ectoderm nicht stattfindet und daß bei der verwandten *Campanularia flexuosa* die Samenzellen sich ebenfalls intracellulär im Ectoderm der im Entstehen begriffenen Knospen entwickeln. Für den entodermalen Ursprung jener Samenzellen von *Gonothyraea*, die ich im Scheitelectoderm einer jungen Knospe antraf, läßt sich dagegen kaum etwas andres anführen, als das schon erwähnte Bedenken, daß in denselben Individuen zwei verschiedene Keimstätten, im Ectoderm und im Entoderm nebeneinander bestehen sollten. Dieser Grund ist aber gegenwärtig von keinem großen Gewicht mehr, nachdem es sich herausgestellt hat, daß die Keimstätte nicht nur innerhalb der Familien und Ordnungen der Hydropolypen, sondern selbst bei den beiden Geschlechtern derselben Art tatsächlich wechselt, wie insbesondere ganz unzweideutig bei *Clava*, wahrscheinlich auch bei *Campanularia calyculata* u. a.

So folgt also aus der Abwägung aller Gründe für und gegen die beiden möglichen Deutungen jenes meines Befundes in einer jungen Knospe von *Gonothyraea loveni*, daß es mindestens das Wahrscheinlichste ist, daß dort neben der gewöhnlichen Entstehung von Samenzellen im Entoderm gelegentlich eine solche im Ectoderm vorkommt, und daß daher Wulferts Angabe vom ectodermalen Ursprung der cönosarcalen Samenzellen mit meinen abweichenden Befunden in den Knospen durchaus nicht im Widerspruch zu stehen braucht. Von welcher Bedeutung diese Tatsache einer zweifachen Keimstätte in denselben Stöcken und Individuen ist, wird sich erst später ergeben.

Aus dem Ectoderm der männlichen Knospen von *Gonothyraea* differenzieren sich zuletzt dieselben Schichten und Gebilde wie in den weiblichen Knospen; dennoch verläuft ihre erste Entwicklung anders als in den letzteren. Nachdem der Mantel sich schon an ganz jungen Knospen vom übrigen Ectoderm abgelöst hat, erscheint eine neue Schicht, nämlich das Innenectoderm erst etwas später als eine gleich das ganze Spermarium überdeckende dünne Zellenlage (Fig. 342). Niemals habe ich es so wie in den weiblichen Knospen als einen dicken, linsenförmigen und mit einer inneren Spalthöhle versehenen Körper unter dem Scheitel des Ectoderms angelegt gesehen; vielmehr blättert

es sich in der angegebenen Ausdehnung von dem Außenectoderm ab und bleibt zunächst einschichtig, um sich erst in Knospen, die der Reife entgegengehen, in zwei Blätter zu spalten. Auch macht es die Zusammenpressung der genannten Ectodermschichten durch das schwellende Spermarium in der Regel ziemlich schwierig, sie deutlich zu unterscheiden.

Noch mehr trifft dies bei der Tentakelplatte zu, die ich nur dort, wo die Schichten abnormerweise etwas voneinander abgehoben waren, als eine ungleichmäßige Ringzone zwischen Außen- und Innenectoderm erkennen konnte (Fig. 343). Ihre Verbindung mit dem Entoderm (Entodermlamelle) und »Radialkanäle« habe ich ebenso wenig gesehen wie in den weiblichen Knospen.

Nun hat aber Weismann gerade an den männlichen Knospen von *Gonothyraea* eine ganz andre Entwicklung des Innenectoderms (Glockenkern aut.) und der Tentakelplatte (Entodermlamelle aut.) beschrieben (S. 211). An optischen Durchschnitten solcher Knospen (Nr. 70, Taf. XI, Fig. 3 *Gph* 1) glaubte er nämlich die Anlage seiner »Entodermlamelle« ganz bestimmt in zwei gekrümmten, den kugligen Glockenkern umgreifenden soliden Entodermfortsätzen zu sehen. Dies beruht aber zweifellos auf einer irrigen Deutung eines unklaren Bildes. Vor allem wird die Unzulänglichkeit jener optischen Durchschnitte durch Weismanns eigne Bemerkung in der Figurenerklärung bestätigt, daß die Keimzellen, die »vermutlich« teils in den Glockenkern eingewandert, teils im Entoderm zurückgeblieben waren, überhaupt nicht zu erkennen gewesen seien. Deshalb entging ihm auch die Bedeutung der zwischen den gekrümmten Entodermfortsätzen eingesenkten centralen Masse, die, wie meine entsprechende Abbildung Fig. 341 beweist, eben aus Spermatoblasten besteht, und mit einem »Glockenkern« nichts zu tun hat, der überhaupt nicht als eine dicke Masse, sondern, wie wir sahen, als eine dünne Schicht über dem Spermarium erscheint.

Meine eben zitierte Abbildung (Fig. 341) erklärt aber auch den Irrtum bezüglich der Entodermlamelle. Man denke sich nur den linken Entodermstrang meines Durchschnitts wie den rechten bis an die Peripherie verschoben, und man hat alsdann genau dasselbe Bild wie in dem Weismannschen optischen Durchschnitt. Nun sind aber jene Stränge, wie die ganze Schnittserie lehrt, weder Durchschnitte einer kontinuierlichen, becherförmigen Entodermlamelle, noch umgreifen sie ein glockenkernähnliches Innenectoderm, sondern stellen nur wirkliche Stränge noch unveränderten Entoderms zwischen den bereits differenzierten Spermatoblastenmassen dar. Nimmt man noch hinzu, daß ganz

gleiche Entodermstränge auch mitten im Spermarium liegen können (Fig. 342), so ist ihre Deutung als Entodermlamelle im Sinne der früheren Beobachter vollends ausgeschlossen; wobei ich ganz davon absehe, daß eine solche Lamelle noch bei keinem Hydropolypen gefunden worden ist.

Über die weitere Entwicklung der ectodermalen Schichten in den männlichen Knospen von *Gonothyraea* kann ich kurz hinweggehen, da sie sich von derjenigen in den weiblichen Knospen nicht wesentlich unterscheidet. In dem Maße als das Spermarium sich über den Entodermschlauch ausbreitet, wächst auch das Innenectoderm abwärts und spaltet sich allmählich in zwei Blätter, von denen das äußere der Tentakelplatte, das innere dem Spermarium anliegt. Diese eigentliche Hülle des Hodens löst sich aber zur Zeit der Samenreife nicht auf, sondern läßt das Sperma offenbar durch kleine Öffnungen und nur allmählich austreten. Denn ich sehe in den fertigen und aus dem Gonangium ausgetretenen Meconidien die Hodenmasse sich nur allmählich verkleinern und ihre Hülle sich in voller Kontinuität darüber zusammenziehen (Fig. 344). Dadurch erweitert sich natürlich der Spaltraum zwischen beiden Blättern des Innenectoderms zu einer weiten Höhlung, die am Meconidium die Gestalt einer Medusenglocke sehr deutlich hervortreten läßt, besonders da unterdessen die Bildung der Tentakel und die Eröffnung der Höhle nach außen innerhalb des Tentakelkranzes bereits erfolgt ist. Ist das Sperma ganz entleert, dann liegt seine frühere Hülle am Boden der Höhle flach auf dem ebenfalls zusammengesunkenen Entoderm. Das entleerte Meconidium zieht sich übrigens auch im ganzen zusammen; und wenn alsdann die ectodermalen Schichten sich voneinander ablösen, zeigen sich häufig zarte Verbindungsfäden zwischen der Tentakelplatte und dem Außenectoderm.

Aus meiner Darstellung von der Entwicklung und dem Bau der Meconidien von *Gonothyraea loveni* geht deutlich hervor, daß sie allerdings äußerlich durchaus medusenähnlich, aber ihre einzelnen Körperteile mit den entsprechenden Teilen echter Medusen nicht homolog sind. So könnte man nach der äußeren Ähnlichkeit am Meconidium eine dreischichtige Umbrella mit Ringkanal und Tentakeln (freilich ohne Radialkanäle), ferner innerhalb einer Glockenhöhle ein Manubrium mit einem entodermalen Spadix, einem ectodermalen Überzug und dazwischen liegenden Geschlechtsprodukten unterscheiden. Nicht minder erscheint auch die Anlage der »Glockenhöhle« und ihre Auskleidung durchaus glockenkernähnlich. Prüfen wir dagegen die Homologien dieser Teile,

so fällt der Vergleich ganz anders aus und entspricht im allgemeinen meinen früheren Ausführungen über die Deutung der Gonanthen von *Hydractinia, Clava* und *Sertularia.*

Eine glockenförmige Bildung, die zwischen zwei ectodermalen Epithelien nur noch eine dritte Ectodermschicht, aber keinerlei entodermalen Teile enthält, ist eben trotz aller sonstigen Ähnlichkeiten (Ringkanal, Tentakel) einer Medusenglocke nicht homolog. Ferner habe ich schon mehr als einmal darauf hingewiesen, daß der ganze Entodermschlauch nicht schlechtweg für einen Spadix erklärt werden kann, am wenigsten, wenn er wie in den weiblichen Knospen von *Gonothyraea* in Schläuche auswächst, die sich als allgemeine Homologa der Radialschläuche in den Medusenknospen erweisen (S. 215). Denn wenn dies auch bei *Cordylophora* zunächst nicht evident scheint, so läßt sich doch aus den Befunden bei *Campanularia flexuosa, C. verticillata, hincksi, calyculata* eine vollständige Entwicklungsreihe, angefangen von unregelmäßigen Entodermschläuchen der Knospen bis zu vollkommenen Radialschläuchen und -kanälen zusammenstellen. Freilich ist jene Homologie bei *Gonothyraea* noch recht unvollkommen; darauf kommt es aber weniger an als auf die Tatsache, daß die rudimentären Homologa der Radialschläuche bei diesem Polypen statt in der Umbrella in jenem Teil der Knospe liegen, der bisher als Manubrium angesprochen wurde, aber wie es sich jetzt zeigt, sehr mit Unrecht.

Dies führt uns natürlich zu dem Innenectoderm, das sich über jenes falsche Manubrium ausbreitet. Ich bezweifle nicht im geringsten seine allgemeine Homologie mit einem echten Glockenkern, soweit es sich um seine Entstehung und seine Beziehungen zu den Gonaden handelt; sobald man sich aber vergegenwärtigt, daß jenes Innenectoderm nicht innerhalb der den Radialschläuchen homologen Entodermröhren liegt, sondern umgekehrt diese mit umschließt, so fehlt eben die Identität seiner Lagebeziehungen mit denen eines Glockenkerns, gerade so wie jene Entodermröhren durch ihre Lage grundsätzlich von Radialschläuchen abweichen.

Diese Erwägungen führen also zu dem Schluß, daß die Geschlechtsknospen von *Gonothyraea loveni* allerdings eine Anzahl von Teilen einschließen, von denen jeder für sich allein betrachtet, entsprechenden Medusenteilen homolog ist (Außenectoderm = Exumbrellarepithel, Innenectoderm = Glockenkern, Entodermröhren = Radialschläuchen), daß aber die Verbindung dieser Teile ganz aus dem Rahmen des Medusenbaues fällt.

Kann dies nun etwa durch die Annahme erklärt werden, daß jene Knospen zurückgebildete Medusen sind? — Bei früheren Gelegenheiten habe ich die gleiche Frage in der Regel unbeantwortet lassen können, da es genügte festzustellen, daß in jenen Teilen die evidenten Zeugnisse einer Rückbildung, die rudimentären Medusenteile fehlten und folglich die Annahme einer Rückbildung durch das gerade vorliegende Material gar nicht zu begründen war. Anders ist die Sachlage bei *Gonothyraea*. Hier liegen die wichtigsten Homologien, freilich mit der angegebenen Einschränkung wirklich vor, so daß die Frage wohl berechtigt ist, ob diese Einschränkung einer vollkommenen Homologie sich irgendwie durch eine Rückbildung erklären ließe.

Genau genommen hängt die ganze Divergenz zwischen den Geschlechtsknospen von *Gonothyraea* und den Medusen damit zusammen, daß die Entodermröhren der ersteren statt in die Umbrella in die Keimzellenmasse einwachsen und eben dadurch das Innenectoderm in die »falsche« Lage bringen. Läßt sich nun in diesem Verhalten eine Rückbildung feststellen? Bei den Medusen treten die Radialschläuche so früh auf, daß sie den erst in der Entstehung begriffenen Glockenkern sofort umgreifen und damit den Grundbau der Medusen festlegen. Bei *Gonothyraea* erscheinen dagegen die Entodermröhren erst sehr spät, wenn die Umbrella bereits mit der Tentakelplatte gefüllt ist, und namentlich das Innenectoderm sich schon bis über den ungeteilten Basalabschnitt des Entodermschlauchs ausgedehnt und sich auf diese Weise zwischen ihn und die »Umbrella« eingeschoben hat. Unter diesen Umständen ist es selbstverständlich, daß die späte Entwicklung der Entodermröhren ihr Eindringen in die Umbrella verhindert, woraus sich ergäbe, daß eine etwaige Rückbildung des Medusenbaues in jener Verspätung ihren Grund hätte.

Nun ist es aber eine allgemein anerkannte Erfahrung, daß die ersten Entwicklungsstufen von in Rückbildung begriffenen Körperteilen am längsten intakt bleiben, und daß ferner die erste Anlage jedes Körperteils während des stammesgeschichtlichen Fortschritts in der individuellen Entwicklung niemals auf spätere Stufen vorrückt, sondern eher zurückrückt. Danach beurteilt können die Entodermröhren in den Knospen von *Gonothyraea* nicht in einer Rückbildung begriffen sein; denn sie entstehen viel später als ihre Homologa in den Medusenknospen und im Zusammenhange damit von vornherein in durchaus abweichenden Lagebeziehungen. Die Auffassung der Geschlechtsknospen von *Gonothyraea* als zurückgebildete Medusen läßt sich also in keiner Weise begründen. — Anderseits verlangt die äußerliche

Ähnlichkeit der Meconidien mit Medusen zweifellos eine besondere Berücksichtigung, der ich durch die Bezeichnung der ersteren als »Pseudomedusen« Ausdruck geben möchte.

Übrigens ist *Gonothyraea loveni*, wie es scheint, nicht der einzige Hydropolyp, der solche Pseudomedusen erzeugt. Nach Hargitt (Nr. 38) entwickeln sich die Gonanthen der von ihm aufgefundenen *Pachycordyle weismanni* im wesentlichen ebenso, wie es vorher Weismann für die Meconidien von *Gonothyraea* angegeben hatte. Die fertige Umbrella der Gonanthen jener *Pachycordyle* soll aber nur Spuren der »Entodermlamelle«, keine Radialkanäle, dagegen einen ectodermalen Ringkanal enthalten und keine Tentakel bilden; ferner löst sie sich zuletzt ab und lebt 1—2 Stunden frei schwimmend. Leider erfährt man über die Entstehung der Entodermlamelle von *Pachycordyle weismanni* nichts weiter, als daß sie anfangs als ein scheibenförmiges Blatt zwischen dem bereits abgeplatteten Glockenkern und dem Außenectoderm erscheint, um dann zu verschwinden ohne Radialkanäle zu bilden. Dies mochte für ihre Deutung genügen, solange die Existenz einer umbrellaren Entodermlamelle in den Medusenknospen noch als eine sichere Tatsache galt. Gegenwärtig kann eine solche Entodermlamelle, auch wenn sie bei *Pachycordyle weismanni* existierte, keinen Anspruch machen, ein medusoides Organ zu sein; und da vollends ein wirklicher Nachweis ihres entodermalen Ursprungs fehlt, so möchte ich sie eher für ein Homologon der ectodermalen Tentakelplatte von *Gonothyraea* halten. Sollte sich dies bestätigen, so wären die Gonanthen von *Pachycordyle weismanni* ebensolche Pseudomedusen wie die Meconidien von *Gonothyraea*.

31. Obelia geniculata, O. dichotoma, O. longissima (Taf. XVII, XVIII).

Über die Entwicklung der *Obelia*-Medusen liegen zahlreiche Angaben vor, die aber meist über den Hinweis auf andre Medusen nicht hinausgehen. So erklärten Agassiz (Nr. 1, S. 318) und de Varenne (Nr. 67, S. 662), daß jene Entwicklung ebenso verlaufe wie diejenige der Medusen von *Syncoryne* und *Podocoryne*; Weismann bemerkt nur, daß die Medusen der Obelien sich unter Vermittlung eines Glockenkerns entwickeln (Nr. 70, S. 155), wogegen Hamann (Nr. 36, S. 27, 55) unter Hinweis auf den von Claus festgestellten Bildungsgang der Hydromedusen einige Längs- und Querdurchschnitte abbildet (a. a. O. Taf. V, Fig. 6—9), die die Existenz einer zweiwandigen (primären) Entodermlamelle und ihre interradialen Verschmelzungen unmittelbar demon-

strieren sollen — die einzigen bestimmten Abbildungen dieser Art in der ganzen einschlägigen Literatur.

Mereschkowsky gibt an, daß an den jüngsten Medusenknospen der *Obelia flabellata* das Ectoderm durch Einwachsen gegen den Entodermschlauch dessen Kuppe in vier Zipfel teilt, ohne daß diese Ectodermmasse sich als Glockenkern vom übrigen Ectoderm trennte (Nr. 55, S. 253). — Die Angaben der verschiedenen Beobachter über die Keimbildung der Obelien sollen erst später im Zusammenhange besprochen werden.

Ich habe die drei in der Überschrift genannten *Obelia*-Arten im Bau der ganzen Gonangien und in der Entwicklung ihrer Medusen so übereinstimmend gefunden, daß ich sie gemeinsam behandeln und die Reihe der Abbildungen aus allen drei Arten zusammenstellen kann.

Die Gonangien entwickeln sich auf ihren kurzen geringelten Stielen zu kegelförmigen Kapseln, deren Gonanthen wie bei den übrigen Thecaphora mit einer Deckenplatte der Gonotheca anliegen, im übrigen Umfange aber von ihr abstehen (Fig. 347). Während des folgenden Wachstums des ganzen Gonangium erweitert sich der Gonanth zu einem ansehnlichen Schlauch, der sich durch eine Einschnürung von der abgeflachten Deckenplatte absetzt. In dem Maße als er von oben abwärts fortschreitend Medusenknospen erzeugt, nimmt die Weite des Schlauchs wieder ab (Fig. 348); sobald die obersten Medusenknospen ihrer Vollendung entgegengehen, beginnen die Deckenplatte und die oberen Abschnitte des Gonanthen zu schrumpfen, was sich dann abwärts fortsetzt. Über der Deckenplatte erhebt sich darauf die Gonotheca zu einem flaschenhalsähnlichen Aufsatz, dessen Schlußseite einsinkt und zur Zeit, wann sich die ersten Medusen abgelöst haben, durchbricht und ihnen den Ausgang eröffnet.

Die ersten Medusenknospen entstehen sehr früh dicht unter der Deckenplatte und im ganzen queren Umfange des Gonanthen, worauf nach einiger Zeit ein neuer Ring von Knospen unter dem ersten auftritt; dies setzt sich so lange fort, als der Gonanth durch neuen Ansatz am unteren Ende wächst und bis nach dem Aufhören dieses Wachstums die Knospen den Stiel des Gonanthen erreicht haben. — Die ersten Knospen erscheinen als einfache indifferente Ausstülpungen der Gonanthenwand, ohne daß sich an ihr gleichzeitig merkliche Veränderungen zeigen (Fig. 347); später verdünnt sich aber das Ectoderm des Gonanthen in der Knospungszone außerordentlich und behält nur in der darunter-

liegenden Region die ursprüngliche Dicke (Fig. 348). Dort zeigen sich die ersten Anlagen neuer Knospen an der oberen Grenze des verdickten Ectoderms als Anschwellungen der Gonanthenwand und namentlich ihres Ectoderms, das einen in der Mitte stärkeren und gegen den Rand hin sich verdünnenden Schild bildet (Fig. 349). Das darunterliegende Entoderm zeigt nur eine Aufwulstung rund um das Centrum der Anlage, wodurch ein Grübchen im Entoderm entsteht — der Anfang der folgenden Ausstülpung.

Diese vollzieht sich dann am Entoderm in der einfachen Weise, daß das Grübchen sich nach außen sackartig erweitert, ohne daß sein Entodermepithel sich von demjenigen des Gonanthen unterschiede (Fig. 348). Anders verhält sich aber das Ectoderm der Knospe. Es überzieht das Entodermsäckchen in gleichmäßig dicker Schicht, die jedoch an der Basis der Knospe wie abgeschnitten aufhört und ohne Übergang an das nunmehr vielfach dünnere Ectoderm des Gonanthen stößt. Da nun das Knospenectoderm aus dem beschriebenen Ectodermschilde des Gonanthen hervorgeht, dessen Durchmesser doppelt so groß ist wie derjenige der Knospenbasis, so ergibt sich daraus, daß die Masse des Schildes sich bei der Bildung der Knospe ganz bedeutend konzentrisch zusammengezogen hat. Eine ähnliche Zusammenziehung muß aber auch bei der Entstehung des Schildes selbst stattgefunden haben, weil das ursprüngliche Gonanthenectoderm rund um den Schild sich so außerordentlich verdünnt, also an Masse verliert. Summiert man also beide Zusammenziehungen des Ectoderms, so folgt daraus, daß bei der Bildung einer Medusenknospe von *Obelia* Gonanthenteile nicht nur aus der nächsten Nähe, sondern aus einem ziemlich weiten Umkreise durch Wachstumsbewegung, also passiv in die Knospe eingeführt werden.

Darf man nun ähnliche Verhältnisse auch für die wachsenden Geschlechtsindividuen andrer Hydropolypen annehmen, so veranschaulicht jene Beobachtung an *Obelia* das bedeutende Maß an passiver Ortsveränderung, der die einzelnen Keimzellen des Gonanthen, und selbst der Hydranthenzweige während der Entstehung des ersteren und seiner Knospen unterliegen.

Früher als jede andre Differenzierung der Knospe erscheint diejenige eines Mantels, den ich schon an dem beschriebenen Ectodermschilde sah. Es ist eine dünne oberste Schicht des Ectoderms, die sich bis zur Basis der Knospe abhebt, dort aber in das Gonanthenectoderm übergeht. Jede Medusenknospe erhält ihre eigne Tunica; wo sich aber die Knospen zusammendrängen, verschmelzen die sich berührenden Seitenwände ihrer Mäntel miteinander (Fig. 348).

Die halbkuglige Gestalt der jüngsten Knospen geht allmählich in eine kuglige über, indem sich ihre Basis vom Gonanthen abzuschnüren beginnt; doch ist die Einschnürung so eng, daß von einem wirklichen Stiel in der Regel nicht gesprochen werden kann, und die Knospen dem Gonanthen unmittelbar ansitzen. Während dieser Abschnürung verschiebt sich die Masse des Ectoderms in die distale Hälfte der Knospe, so daß es gegen den Gonanthen hin ganz dünn wird (Fig. 352 ff.). Zur selben Zeit entstehen die Grundlagen des Medusenbaues in den Knospen, die vier Radialschläuche und der Glockenkern. Am Rande der Entodermkuppe erheben sich in gleichen Abständen vier Zipfel derselben, und sobald sie etwas stärker geworden sind, setzt sich auch die Entodermhöhlung in sie fort, wodurch vier kurze Ausstülpungen des Entodermschlauchs hergestellt werden, eben die jungen Radialschläuche (Fig. 351). An Querdurchschnitten solcher Knospen sieht man, daß die Schläuche weiter auseinanderstehen als bei den meisten bisher besprochenen Medusen (Fig. 359), dagegen ebenso wie bei diesen in vier Längsrinnen des ungeteilten Entodermschlauchs auslaufen, die von ebensovielen Falten (Täniolen) eingefaßt werden (Fig. 358). Da ich nun Andeutungen dieser Täniolen und Rinnen schon vor dem Erscheinen der Radialschläuche gesehen habe, so unterliegt es keinem Zweifel, daß sie auch bei *Obelia* in derselben Weise wie bei allen übrigen Hydromedusen die Vorstufen und unmittelbaren Ursachen der Entwicklung der Radialschläuche darstellen. Auch die Hydranthenköpfchen von *Obelia* enthalten in ihrer oberen Hälfte vier bis fünf solcher Täniolen (Fig. 367), die als die Vorläufer derselben Bildungen in den Medusenknospen anzusehen sind, und auf die schließlich die Radialschläuche der letzteren zurückzuführen sind.

In dem Maße, als die Radialschläuche sich verlängern, wird der zwischen ihnen entstehende centrale Zwischenraum von einer entsprechenden, nach innen vorspringenden Wucherung des Ectoderms eingenommen, die sich nach einiger Zeit von dem äußeren Ectoderm ablöst und noch etwas später eine kleine innere Höhlung erhält (Fig. 351—356). Dies ist der Glockenkern, der also nicht nur als eine durchaus solide Bildung entsteht, sondern auch mehr als irgendein andrer echter Glockenkern von der allgemein angenommenen Gestalt einer solchen Anlage, nämlich einer ganz apicalen, halbkugligen oder kegelförmigen Einwucherung des Ectoderms abweicht.

Betrachtet man nur Längsdurchschnitte, die zwei Radialschläuche treffen (Fig. 352), so kann man sich über die erste Form des Glockenkerns ebenso täuschen wie über die Bedeutung der beiden Schläuche.

So hielt z. B. Hamann in einem ähnlichen Präparat die letzteren für die Durchschnitte einer zweiblättrigen Entodermlamelle und erläuterte dies durch einen hinzugefügten, frei konstruierten Querdurchschnitt mit einem doppelten Entodermringe (Nr. 36, S. 27, 55, Taf. V Fig. 7, 8), während in wirklichen Querdurchschnitten solcher Knospen die Radialschläuche, wie wir sahen, voneinander weit abstehen. Ebenso sieht auf den eben erwähnten Längsdurchschnitten der Glockenkern zwischen den leicht hakenförmig gebogenen Radialschläuchen ebenso aus wie in gleichen Durchschnitten andrer Medusenknospen, nämlich wie ein abgestumpfter Kegel. Aus den Querdurchschnitten (Fig. 359) ist es aber ohne weiteres ersichtlich, daß der vermeintliche Kegel nur das Mittelstück des Glockenkerns ist, und daß er interradial zwischen den Schläuchen sich kreuzförmig bis an das Außenectoderm (Exumbrellarepithel) erstreckt. Kehrt man dann zu den Längsdurchschnitten zurück und verfolgt sie von der zuerst bezeichneten Radialebene bis zu einer Interradialebene (Fig. 352—354), wo der vorher sichtbare Radialschlauch fehlt, so sieht man, daß der Glockenkern dort, statt central zu bleiben, seitlich bis unter das Niveau der Schlauchbasen hinabreicht und folglich, da dort die Faltenbucht der Täniolen liegt, diese ausfüllt (Fig. 358, 365).

Konstruiert man nun denselben Glockenkern aus der ganzen Schnittserie zu einem vollständigen Körper (Fig. 355), so erscheint er als eine flache Kappe mit vier interradialen, abwärts gebogenen (Subumbrellar-) Zipfeln, zwischen denen oben die kurzen Schläuche, unten die Rinnen des Entodermschlauchs liegen. Da nun diese Rinnen und die mit ihnen alternierenden Täniolen die ursprünglichen Bildungen und die Schläuche nur als ihre Fortsetzungen aufzufassen sind, so folgt daraus, daß der Glockenkern von *Obelia* sich in seiner Ausbreitung jenen primären entodermalen Bildungen anpaßt, seine Gestalt von ihnen erhält und nicht sie durch seine Bildung erst hervorruft.

Ganz dasselbe haben wir schon am Innenectoderm, dem Homologon des Glockenkerns bei nicht medusoiden Gonanthen und Keimsäcken kennen gelernt. Bleibt der Entodermschlauch ungeteilt, so breitet sich das Innenectoderm kappenförmig über ihn aus (*Hydractinia, Clava, Sertularia, Diphasia, Plumularia*); verästelt er sich in Entodermröhren, so dringen Fortsätze der Kappe zwischen sie ein (*Cordylophora, Halecium* ♀, *Gonothyraea* ♀). Daher braucht man sich an den Medusenknospen von *Obelia* nur die vier Radialschläuche hinwegzudenken, um zu verstehen, daß der Glockenkern alsdann eine ebenso vollkommene Kappe wie bei den Gonanthen und Keimsäcken der erstgenannten Polypen bilden würde. Und bei den Medusenknospen

der Athecata verhält es sich im Grunde genommen nicht anders. Allerdings schließen in der Regel die dicht aneinander grenzenden Radialschläuche den Glockenkern scheinbar ganz von der Außenseite, d. h. von der Berührung mit dem seitlichen Außenectoderm aus; aber Reste seiner interradialen Fortsätze finden sich doch bei *Tubularia, Syncoryne, Bougainvillea* und ganz allgemein in den überall anzutreffenden Subumbrellarzipfeln.

So zeigt sich in allen genannten Geschlechtsindividuen der Hydropolypen die Vielgestaltigkeit des Innenectoderms und des Glockenkerns doch darin gleich, daß sie der Ausdruck ihrer jeweiligen Anpassung an das Entoderm ist, und daß eine ursprüngliche selbständige Form keinem von beiden zukommt. Von allen Medusenknospen der Hydropolypen sind aber diejenigen von *Obelia* am meisten geeignet, dies zu erläutern und den Irrtum aufzudecken, als wenn der Glockenkern die Entodermkuppe der Knospe becherförmig einbuchte (Hamann).

Schon in der zuletzt beschriebenen Entwicklungsperiode platten sich die Medusenknospen von *Obelia* an der distalen Seite ab, während sie sich im Niveau der kurzen gekrümmten Radialschläuche verbreitern. Nur gelegentlich und namentlich bei *Obelia longissima* traf ich statt einer solchen Schüsselform vielmehr eine Becherform an, was aber nicht lange anhält (Fig. 364). An der Verbreiterung nimmt auch der Glockenkern teil, dessen horizontale Spalthöhle (Glockenhöhle) die bekannten beiden Schichten, das Subumbrellarepithel und den Überzug des Manubrium trennt. Das unter dem Glockenkern befindliche Centrum der Entodermkuppe, das schon vorher flach gewölbt war, erhebt sich darauf zum Spadix (Fig. 357), den die tiefere Glockenkernschicht wie ein Mantel überzieht, wodurch dann das Manubrium hergestellt wird.

Die geschlossene Glockenhöhle dauert jedoch nur eine sehr kurze Zeit. Ihre Decke, die aus dem Mittelteil des Subumbrellarepithels und der anliegenden Portion des Außenectoderms besteht, verdünnt sich und zerreißt sehr bald; dadurch wird die Glockenhöhle weit geöffnet, bevor sie über die Form einer kaum gekrümmten Spalte hinausgekommen ist. Nur bei *Obelia longissima* erfolgt die Eröffnung der Glockenhöhle etwas später (Fig. 364). Der äußere und der innere Rand der Öffnung bleiben noch einige Zeit getrennt, verschmelzen aber dann unter Ausfall eines Velum zum Glockenrand, der dem niedrigen, breiten Manubrium noch eng anliegt, weshalb auch die rudimentäre Glockenhöhle zwischen dem letzteren und der niedrigen Umbrella spaltförmig bleibt.

Da die angegebene Verbreiterung der schüsselförmigen Knospe hauptsächlich durch eine starke Ausladung der Radialschläuche bewirkt wird, so erhält auch der quere Umriß der ganzen Knospe eine viereckige Form, die sich erst spät verliert. Eine noch wichtigere Gestaltveränderung der Knospe besteht darin, daß ihre Unterseite sich fortdauernd abflacht und das dicke Manubrium in demselben Maße aus dem Grunde der Umbrella hervortritt (Fig. 362, 363). Dies geschieht aber bald früher, bald später, und je nachdem der Glockenrand schon ganz horizontal umgelegt oder noch aufgekrümmt ist, treffen die Querdurchschnitte der Knospe die Radialschläuche bald quer, bald der Länge nach, was die Deutung der Bilder erschwert. Und doch sind die Querdurchschnitte für das Verständnis der nächsten Umbildungen der Radialschläuche unerläßlich.

Trotz der anfänglichen ansehnlichen Abstände dieser Schläuche voneinander entstehen zwischen ihnen ebenso wie bei den Medusen der Athecata und von *Campanularia calyculata* Umbrellarplatten. Nachdem die Radialschläuche einen linsenförmigen Durchschnitt erhalten haben und erheblich breiter geworden sind, rücken ihre Kanten längs des Außenectoderms immer näher zusammen, bis sie in den Interradien zwischen ihm und dem Subumbrellarepithel zusammentreffen und verschmelzen (Fig. 360, 361, 366). Diese von Anfang an einschichtigen Verbindungsstreifen ziehen sich darauf zu den dünnen Umbrellarplatten zwischen den in den Radien verbleibenden Radialkanälen aus. Die Bildung des Ringkanals erfolgt erst spät und anscheinend durch Spaltung im oberen Rande der Umbrellarplatten. Die Umbrella ist aber zur selben Zeit so schmal, und die Radialschläuche sind dann noch so kurz, daß man bei der geschilderten unregelmäßigen Abplattung der Knospe in einem Querdurchschnitt oft einen Schlauch der Länge nach und im Zusammenhange mit dem Centralmagen, andre Schläuche im Querdurchschnitt mit oder ohne sie verbindende Umbrellarplatten sehen kann (Fig. 361). Ist die Umbrella ganz eben ausgebreitet, dann kann man in einem Querdurchschnitt alle Radialschläuche in ihrer vollen Länge vom Centralmagen bis zum Ringkanal übersehen (Fig. 369).

Durch die Entwicklung der Umbrellarplatten wird das Subumbrellarepithel auch interradial vom Außenectoderm abgehoben und erreicht es erst unterhalb jener Platten und des Spadix wieder, nämlich mit seinen tiefsten, in den ursprünglichen Täniolen liegenden (Subumbrellar-) Zipfeln (S. 233). Nur ist dabei zu beachten, daß infolge der Gestaltveränderung der ganzen Knospe die Täniolen an den Boden des Magens zu liegen kommen (Fig. 368).

Nach der Herstellung der Umbrellarplatten bildet das ganze umbrellare Entoderm einen zusammenhängenden oberen Rand, in dem der Ringkanal verläuft, und der von einem ansehnlich verdickten Ectoderm überzogen wird. Von diesem Entodermrande wachsen die soliden entodermalen Tentakelachsen in das Ectoderm ein und buchten es weiterhin zu den freien Tentakeln aus (Fig. 368). Bei allen drei *Obelia*-Arten sah ich gleichzeitig 24[1] Tentakel entstehen, vier in den Radien, die übrigen interradial. Die verdickten Basen dieser Tentakel lassen sich mit den hohlen Randwülsten der athecaten Medusen nicht vergleichen, da ihre Verdickung nur vom Ectoderm herrührt (Fig. 378) und ihre solide entodermale Achse sich ebenso wie im übrigen Tentakel in die bekannten Scheibenzellen verwandelt, von denen die ersten drei bis vier Zellen noch im ungeteilten Ectodermrande stecken. Diese letzteren blähen sich alsbald auf und bilden einen hellen ovalen Körper, der sich ein wenig über die exumbrellare Seite des Ringkanals proximalwärts verschiebt; zuletzt höhlt er sich aus und wird zu dem hellen Bläschen, das der Wurzel jeder Tentakelachse angeschlossen ist (Tentakelbläschen).

Die Statolithencysten entstehen sehr früh im Ectoderm an der Innenseite der Tentakelbasen (Fig. 368, 378); doch konnte ich ihre gewebliche Differenzierung nicht erkennen. Sie erscheinen bei *Obelia* in der Achtzahl und liegen je zu beiden Seiten der interradialen Tentakel. — Ein Velum fehlt den Obelien, obgleich die Anlage dazu in der ursprünglichen Decke der Glockenhöhle vorhanden ist (S. 234, Fig. 364).

Das Manubrium der Obelien ist anfangs halbkuglig, erhält dann durch eine quere Einschnürung nahe der Mitte eine Birnform, und die Zunahme dieser Einschnürung sondert die beiden Hälften des Manubrium ziemlich scharf (Fig. 363, 368, 375, 376). Die proximale Hälfte behält zunächst die halbkugelige Gestalt; die distale Hälfte plattet sich am Ende ab, die Schlußwand verdünnt sich und bricht schließlich nach außen durch (Mund). Dadurch wird die distale Hälfte des Manubrium becherförmig; der viereckige Mundrand kann etwas zusammengezogen sein oder sich nach außen umschlagen (Fig. 376, 378).

Die Abschnürung der Meduse vom Gonanthen erfolgt noch vor dem Durchbruch des Mundes; dann wird auch die Mantelhülle durchbrochen, doch können die fertigen Medusen noch einige Zeit im Gonangium verweilen, ehe sie es verlassen.

[1] Hincks gibt für die sich ablösenden Medusen von *Obelia dichotoma* nur 16 Tentakel an; dies mag sich aber nur auf die an den englischen Küsten gesammelten Stöcke beziehen, während meine Stöcke aus Neapel stammen.

Die Keimbildung ist in den drei von mir untersuchten *Obelia*-Arten merkwürdig verschieden: bei *Obelia geniculata* und *Obelia dichotoma* habe ich in den Gonangien nirgends eine Spur von Keimzellen gesehen, wohl aber bei *Obelia longissima*, auf die allein sich also die folgenden Angaben beziehen. Die Eizellen befinden sich durchweg im Entoderm. Die jüngsten derselben, die jedoch durch den großen hellen Kern und die dunkle Plasmazone sicher zu erkennen waren, traf ich im Gonanthen dicht unter jüngeren Knospen und in deren Stiel, größere in der Basis des Spadix, wohin sie durch die Täniolen direkt gelangen (Fig. 364—366). Doch kommen jüngste Eizellen auch in den Medusenknospen selbst vor, so daß *Obelia longissima* einen neuen Beleg für die Ausbreitung der Keimzone über mehr als ein Individuum liefert.

Obgleich ich die erste Entstehung dieser Eizellen nicht so bestimmt habe verfolgen können wie etwa bei *Corydendrium*, *Clava* u. a., so sah ich doch viele der jüngsten von ihnen in einer solchen Lage, daß ihr Ursprung aus Teilen von Entodermzellen mir kaum zweifelhaft erscheint (Fig. 365, 377). Denn in der Regel befinden sich die vergrößerten, aber erst von einer dünnen dunklen Plasmazone umhüllten Eikerne mitten in den großen Entodermzellen, und zwar meist in deren basalen Hälften, aber von der Grenzlamelle entfernt; und diese basalen Zellhälften hängen teils sogar noch mit den andern, einfache Kerne enthaltenden Hälften zusammen, bilden also mit ihnen ein einheitliches Element, ehe sie sich von ihnen völlig trennen. Während dann die Plasmazone der künftigen Eizelle wächst, schwindet das umgebende helle Zellprotoplasma, wird also in jene Zone einbezogen; folglich geht bei *Obelia longissima* die ganze basale Hälfte einer Entodermzelle in eine Eizelle über. Weitere Beweise eines entodermalen Ursprungs der Eizellen andrer Obelien werde ich weiter unten anführen.

Die Eizellen von *Obelia longissima* steigen wie es scheint in der Regel ebenso wie die Eizellen von *Podocoryne* interradial zum Spadix hinauf (Fig. 365); dort angelangt, verteilen sie sich aber unregelmäßig im ganzen Umkreise des Spadix (Fig. 366). Sobald alsdann die Radialkanäle der nahezu fertigen Meduse sich zu verlängern beginnen, und dabei auch die Basis des Manubrium viereckig ausgezogen wird, rücken die Eizellen in vier Gruppen in jene radialen Ecken des Spadix (Fig. 377). Dies rechtfertigt die Annahme, daß jene radiale, und wie wir gleich sehen werden, fortdauernde Wachstumsverschiebung des Manubrium und des Spadix die in ihm eingeschlossenen Eizellen passiv in die vier centrifugalen Richtungen mitzieht, und daß der Anfang dieser Bewegung

schon in der ersten Ablenkung der Eizellen aus den Interradien zu erkennen ist.

In jeder jener vier radialen Gruppen befinden sich anfangs bloß einige größere Eizellen, die teilweise noch durch deutliche Entodermzellen getrennt sind. Allmählich rücken aber die wachsenden Eizellen dichter zusammen, und dadurch werden die zwischenliegenden und die sie umgebenden Entodermzellen abgeplattet, so daß die Eizellen zuletzt nur durch dünne Membranen getrennt, wie in einem Säckchen eingeschlossen erscheinen. Diese ganze Ausbildung der radialen Ovarien von *Obelia longissima* schließt die Auffassung aus, daß sie ins Ectoderm übergetreten seien; und obgleich ich den vollen Reifezustand dieser Medusen nicht kennen gelernt habe, machen es die noch zu schildernden Beobachtungen an den reifen Medusen von *Obelia geniculata* sehr wahrscheinlich, daß die Eizellen von *Obelia longissima* niemals das Entoderm verlassen.

Bestimmter läßt sich die Lageveränderung der Ovarien von *Obelia longissima* verfolgen, die, wie bekanntlich alle Ovarien der reifen Medusen von *Obelia* und aller Thecaphora überhaupt, sich schließlich im Verlauf der Radialkanäle in der Subumbrella befinden. Zunächst scheint ja nichts einfacher als die Annahme, daß jene im Manubrium entstandenen Ovarien von *Obelia longissima* durch eine Wanderung oder Verschiebung an ihren definitiven Platz in der Subumbrella gelangen. Nun ist aber eine aktive Wanderung, wie sie für die einzelne junge Eizelle möglich ist, für das ganze Ovarium natürlich ausgeschlossen; und selbst eine passive Verschiebung desselben durch eine Wachstumsbewegung des umgebenden Ento- und Ectoderms bliebe unverständlich, falls man voraussetzte, daß das ursprüngliche Manubrium der Obelien ebenso wie bei den athecaten Medusen im ganzen an seiner Stelle bliebe und in das definitive Manubrium überginge. Denn unter diesen Umständen müßten vier radiale Ausschnitte des Manubrium für sich allein aus ihm hinauswachsen — eine Vorstellung, die man ohne zwingende Gründe sich kaum wird aneignen wollen. Der ganze Vorgang erklärt sich nun tatsächlich ganz anders.

Es wurde schon die Sonderung des Manubrium in eine becherförmige distale und eine halbkuglige proximale oder basale Hälfte beschrieben. Die letztere flacht sich immer mehr ab und wird dadurch zu einem niedrigen Polster, in dessen vier Ecken die Ovarien genau über der Wurzel der Radialkanäle vorspringen (Fig. 375, 376). Je weiter die Abflachung fortschreitet, desto mehr sinkt das Polster in das Niveau der Subumbrella hinab, bis es nur noch als centraler Teil derselben er-

scheint, während nur die becherförmige distale Hälfte des ursprünglichen Manubrium sich als das definitive Manubrium der freien Meduse aus der Subumbrella erhebt (Fig. 378). Dadurch aber, daß jenes Polster in die Subumbrella hinabsinkt, werden die darin enthaltenen proximalen Abschnitte der vier radialen Rinnen des Spadix in den Verlauf der Radialkanäle einbezogen und fügen sich ihnen als proximale Fortsetzungen an; die ihnen anliegenden Ovarien sind alsdann Anhänge der Radialkanäle geworden, ohne ihren ursprünglichen Platz wirklich verlassen zu haben. Die in der Basis des ursprünglichen Manubrium entstehenden vier radialen Ovarien von *Obelia longissima* werden also rein passiv, durch eine Wachstumsbewegung des ganzen Manubrium in die Subumbrella verlagert, indem dessen proximale Hälfte vollständig in die Subumbrella einbezogen wird.

Diese Verlagerung ist aber natürlich nur eine Fortsetzung jener früheren Wachstumsbewegung des Manubrium, wodurch es viereckig wurde und die Eizellen ebenfalls radial verteilte. Und so zeigt sich in diesem Fall ebenso deutlich wie bei *Podocoryne* (S. 30ff.), daß die durch das Wachstum und die Entwicklung der Medusenknospen erzeugten Formbedingungen es sind, die die einzelnen Eizellen und die ganzen Ovarien in ganz bestimmten Bahnen dirigieren, ohne daß irgendeine, einem Instinkt ähnliche hypothetische Kraft in Frage kommen könnte. — Was aber für die *Obelia*-Medusen nachgewiesen wurde, darf doch wohl für alle Medusen der Campanulariden gelten, woraus sich am einfachsten erklärt, warum bei ihnen die interradial zum Manubrium führende Bahn nicht wie bei den Medusen der Athecata beibehalten wurde und in interradiale Gonaden des Manubrium auslief, sondern in die Radialkanäle abgelenkt wurde.

An den ältesten von mir beobachteten Medusen von *Obelia longissima* lagen die Ovarien noch immer näher dem definitiven Manubrium als dem Schirmrande, ganz so wie es VAN BENEDEN an älteren Medusen derselben Species zeichnet (Nr. 4, Taf. II, Fig. 15)[1]. Eine distalwärts gerichtete weitere Verschiebung der Ovarien unsrer *Obelia* kann daher allenfalls in noch späterer Zeit eintreten.

---

[1] Über die Identität der VAN BENEDENschen *Campanularia gelatinosa* mit *Obelia longissima* vgl. HINCKS (Nr. 45, S. 155) und HARTLAUB (Nr. 41, S. 172). Die von HARTLAUB damit identifizierte *Obelia polystyla* stimmt aber weder nach der Zahl der primären Tentakel (48 statt 24) noch nach der Lage der Ovarien (in der Mitte der Radialkanäle) mit *Obelia longissima* überein.

Von den Ergebnissen meiner Untersuchung der Obelien hebe ich zunächst hervor, daß ihre Medusen sich in der Hauptsache so entwickeln wie die andern von mir untersuchten Hydromedusen. Die einzigen bestimmten Angaben von Hamann, der eine doppelwandige Entodermlamelle mit ihren oft citierten angeblichen Neubildungen gerade an den Medusenknospen von *Obelia* gesehen haben will, erweisen sich als Irrtümer, die um so auffälliger sind, als gerade bei diesen Knospen der Abstand der vier Radialschläuche voneinander ein besonders großer ist. — Die für *Obelia* besonders bezeichnenden Eigentümlichkeiten der Medusenbildung sind 1) die Kürze der Radialschläuche und Radialkanäle, 2) die Abplattung der ganzen Knospe und des Glockenkerns, 3) die frühe Eröffnung der Glockenhöhle nach außen, 4) der Mangel eines Velum und der Randwülste und 5) die Einbeziehung der basalen Hälfte des Manubrium in die Umbrella.

Ein zweites Ergebnis von allgemeiner Bedeutung ist der Nachweis, daß bei *Obelia longissima* wenigstens die Eizellen im Entoderm des Gonanthen und im Magenentoderm der Knospe entstehen, und in der Basis des Spadix die Bildung der Ovarien veranlassen, deren Vorrücken in die Radialkanäle nur passiv durch die Einbeziehung der ganzen basalen Manubrium-Hälfte in die Subumbrella erfolgt. — Ganz anders lauten dagegen die Befunde über die Keim- und Ovarienbildung bei andern Obelien, die bekanntlich erst während des freien Medusenlebens vor sich geht.

Ich sehe hier ganz ab von der Angabe de Varennes, daß die Keimstätte der *Obelia geniculata* sich im Entoderm des Stammes befinde; denn tatsächlich beginnt die Eibildung bei dieser Species nach Böhm, Weismann und nach meinen eignen Beobachtungen erst in den freien Medusen. Böhm (Nr. 7, S. 125) sieht die Keimzellen derselben Obelien an der Stelle der künftigen Gonaden entstehen, die Eizellen aus dem Entoderm der Radialkanäle, das Sperma aus dem anliegenden Ectoderm; und Mereschkowsky bestätigt jenen Ursprung der Eizellen (Nr. 55). Nach Hartlaub verläuft aber die Keim- und Ovarienbildung von *Obelia adelungi* und *Obelia helgolandica* anders; beiderlei Keimzellen entwickeln sich im Ectoderm des Manubrium, um dann längs der Radialkanäle bis zur Bildungsstätte der Ovarien und Spermarien vorzurücken, wobei die Spermatoblasten im Ectoderm blieben, die Eizellen dagegen früher oder später in das Entoderm überträten (Nr. 40, S. 18, 24).

Zuerst fällt natürlich die Verschiedenheit der Keimzone oder der Region auf, wo die Keimzellen der verschiedenen *Obelia*-Arten entstehen: bei den reifen Medusen von *Obelia geniculata* in den künftigen

Gonaden selbst (Böhm), bei den jungen Medusen von *O. adelungi* und *O. helgolandica* im Manubrium (Hartlaub) und bei *O. longissima*, wie ich zeigte, vom Gonanthen an bis in das Manubrium und die künftigen Ovarien. Die Beobachtungen Böhms an *O. geniculata* kann ich bestätigen (s. u.); die Angabe Hartlaubs von der Beschränkung der Keimzone seiner Obelien auf das Manubrium scheint mir dagegen nicht genügend begründet. Er sah die ersten Eizellen an den jungen Medusen vom zweiten Tage nach ihrer Ablösung am Anfang der Radialkanäle, dann rücken sie in den Radialkanälen weiter vor, um erst viel später sich in Aussackungen derselben, d. h. in Ovarien anzusammeln. Dieses Vorrücken erklärte Hartlaub aus einer aktiven Bewegung der Keimzellen, und schloß daraus, daß auch die in den Ovarien selbst anzutreffenden jüngsten Eizellen aus dem Manubrium eingewandert seien. Nachdem ich aber festgestellt habe, daß die basalen Teile des ursprünglichen Manubrium der Obelien durch eine Wachstumsbewegung in die Subumbrella vorgeschoben werden, liegt es auf der Hand, daß die in jenen manubrialen Teilen befindlichen Eizellen nicht nur bei *Obelia longissima*, sondern bei allen Obelien, wo sie sich anfangs im Manubrium befinden, ebenfalls rein passiv in die Radialkanäle und bis in die Ovarien verlagert werden müssen.

Es liegt daher gar kein Grund für die Annahme vor, daß, wo auf dieser ganzen Strecke und zuletzt in den Ovarien selbst, die ersten Entwicklungsstufen von Eizellen angetroffen werden, diese nicht an Ort und Stelle entstanden, sondern vom Manubrium her eingewandert wären. Und da wie gesagt, nach Böhms und meinen Beobachtungen die Eibildung bei *Obelia geniculata* ganz bestimmt im Ovarium erfolgt, so wird jene Möglichkeit, daß die Eizellen von *Obelia adelungi* und *O. helgolandica* auf der ganzen Strecke vom Manubrium bis zum Ovarium entstehen, zur Wahrscheinlichkeit. Und dies um so mehr, als nach meiner Feststellung diese ganze Strecke nur einen Teil des ursprünglichen Manubrium darstellt. Ich glaube daher die besprochenen Beobachtungen Hartlaubs etwas anders deuten zu müssen wie er, indem ich als Keimzone seiner Obelien die ganze Strecke vom Manubrium bis in die Ovarien annehme.

Der Wechsel in der Ausdehnung der Keimzone der weiblichen Obelien ist aber keineswegs ein regelloser, sondern hängt mit der zeitlichen Differenz in der Entstehung der Keimzellen eng zusammen. Den frühesten Zeitpunkt dieser Entstehung, nämlich schon während der Entwicklung der sessilen Medusenknospen, habe ich bei *Obelia longissima* neben der größten Ausdehnung der Keimzone, vom Gonanthen bis zu

den künftigen Ovarien festgestellt; später, in den eben frei gewordenen Medusen, beginnt die Keimbildung bei *Obelia adelungi* und *O. helgolandica*, wo auch die Keimzone sich nur vom Manubrium bis zu den Ovarien erstreckt; am spätesten erfolgt die Keimbildung bei *Obelia geniculata* und ist allein auf die Ovarien selbst beschränkt. Es ergibt sich daraus der nicht unwichtige Tatbestand, daß die Keimzone der Obelien um so ausgedehnter und von der Reifungsstätte um so entfernter ist, je früher die Keimbildung beginnt.

Von nicht geringerem Gewicht ist die Entscheidung über die Keimstätte der Obelien, also darüber, ob ihre Keimzellen im Ectoderm oder im Entoderm entstehen. Bezüglich der Spermatoblasten sind Böhm und Hartlaub einig (S. 240); und nach meinen Beobachtungen an den Medusen von *Campanularia calyculata* habe ich nicht die geringste Veranlassung, den ectodermalen Ursprung der Spermatoblasten von *Obelia* zu bezweifeln. Divergent sind dagegen die Angaben über den Ursprung der Eizellen dieser Gattung. Böhm läßt die Eizellen von *Obelia geniculata* so aus dem Entoderm der Ovarien entstehen, daß unter den in einer Lage angeordneten Epithelzellen einzelne sich vergrößern, ihre Geißel einziehen und erst dann unter das Epithel treten (Nr. 7, S. 125). Nach Hartlaub sei dies nicht richtig, indem die Eizellen der Obelien ebenso wie die Samenzellen ectodermalen Ursprungs seien. — Um meine eignen Beobachtungen über den entodermalen Ursprung der Eizellen von *Obelia longissima* zu vervollständigen, habe ich gleichfalls die Ovarien reifer Medusen von *Obelia geniculata* untersucht und dabei Böhm bestätigen können.

Diese Ovarien sind vom dünnen Subumbrellarectoderm überzogene Bruchsäcke der Radialkanäle, mit einer longitudinalen Anheftung, in deren Verlauf die Decke des Kanals zur Decke des Sackes wird (Fig. 370 bis 372). Der Entodermsack ist durch die größeren Eizellen so eingebuchtet, daß er teils zusammengedrückt, teils ganz unregelmäßig gestaltet ist. Das durchaus einschichtige Epithel ist ziemlich hoch, geht aber beim Übergang in den Radialkanal in ein Plattenepithel über. An diesen Übergangsstellen und an der Decke sah ich in der Reihe der Epithelzellen gelegentlich einige in der Umwandlung in Eizellen begriffen (Fig. 373): ohne daß sie merklich vergrößert waren, zeigte sich doch der Kern stark vergrößert, durchsichtig und mit einem großen Kernkörperchen versehen, während das auf eine schmale Zone zusammengezogene Plasma ihn wie ein dunkler Ring umgab. Andre derartige Zellen waren schon ansehnlich größer, aber eigentlich nur in die Breite gewachsen, so daß sie aus der Oberfläche des Epithels nicht oder wenig

hervortraten (Fig. 374); auch diese unverkennbaren Eizellen lagen noch in der Reihe der Epithelzellen und grenzten an die Höhlung des Ovarialsacks, doch schickten sich die sie einfassenden Epithelzellen eben an, sie zu überwachsen und sie so unter das Epithel zu bringen. Die größeren Eizellen lagen im Ovarialsack selbst zwischen dem Entoderm und dem Ectoderm, meist gegen beide durch eine Grenzlamelle abgeschlossen. Daß die innere Lamelle die ursprüngliche sei, die daher von den Eizellen durchsetzt wäre (Hartlaub), ist weder nachweisbar, noch von irgendeiner Bedeutung, nachdem ich das Zurückbleiben der entodermalen Eizellen im Entoderm so oft beobachtet habe (S. 61, 64, 206, 238).

Dagegen ist es klar, daß die eben beschriebene Entwicklung der Eizellen von *Obelia geniculata* ihren entodermalen Ursprung unzweideutig beweist. Da hier wie bei vielen freien Medusen Keimstätte und Reifungsstätte zusammenfallen, so kommt eine Einwanderung der Eizellen von außen gar nicht in Frage; ein ectodermaler Ursprung derselben ist aber vor allem durch ihre von Anfang an im Entoderm verlaufende Entwicklung und ferner dadurch ausgeschlossen, daß sie wenigstens an der Decke des Ovariums gar nicht an das Ectoderm grenzen und dessen Plattenepithel keine Spur von Eizellen enthält. Für die Hypothese aber, daß diese Elemente als völlig indifferente, also auch unkenntliche Urkeimzellen aus dem Ectoderm einwanderten, fehlt jede empirische Nötigung (vgl. S. 56, 60, 114). Ich wiederhole daher, daß die Eizellen von *Obelia geniculata* ebenso entodermalen Ursprungs sind wie diejenigen von *Obelia longissima*. Allerdings entwickeln sich die Eizellen der letzteren Art wie auch sonst gewöhnlich aus Teilungsprodukten der Entodermzellen, bei *Obelia geniculata* dagegen aus den ganzen Entodermzellen; ich vermag aber darin nur eine ganz irrelevante Abweichung von dem gewöhnlichen Verhalten zu erblicken.

Ich wende mich nun zu den gegensätzlichen Befunden Hartlaubs. Nach ihm entstehen die Eizellen der Obelien im Ectoderm des Manubrium und zwar in vier interradialen Resten der ursprünglichen Medusen-Ovarien (Nr. 40, S. 10, 13), wandern dann in den jüngsten Medusen durch das subumbrellare Ectoderm, später, nachdem sie schon im Manubrium ins Entoderm übergetreten sind, in den Radialkanälen bis an und in die Ovarien (a. a. O. S. 10, 14), wo sie wieder in das Ectoderm durchbrechen (S. 16). Obgleich diese Befunde dem, was ich bei *Obelia longissima* und *O. geniculata* fand, widersprechen, halte ich sie deshalb allein nicht für unglaubwürdig, da ich schon oft genug zweierlei Keimstätten selbst innerhalb derselben Art, ja sogar in denselben Gonangien festgestellt habe (*Clava, Campanularia flexuosa, C. calyculata, Gono-*

thyraea). Dagegen vermögen jene Angaben einer genauen Prüfung nicht standzuhalten.

Daß jene angeblichen Keimstätten im Manubrium der Obelien die Reste früherer dort gelegenen Ovarien sind, stützt sich nicht auf Beobachtungen, sondern ist nur eine Schlußfolgerung aus der bekannten Weismannschen Hypothese von der Keimstätte-Verschiebung, was also bei der Prüfung des wirklichen Tatbestandes nicht weiter in Betracht kommt. Jene Keimstätten werden nun als starke Anhäufungen von kleinen, sich lebhaft teilenden und mit kleinen dunklen Kernen versehenen Ectodermzellen beschrieben und abgebildet, — eine Differenzierung, die allenfalls für Spermatoblasten zutrifft, aber das Gegenteil von dem ist, was in der unmittelbar beobachteten Entwicklung von Eizellen zu sehen ist (vgl. *Clava, Corydendrium, Sertularia, Obelia longissima, O. geniculata*). Die Deutung jener fraglichen jüngsten Eizellen wird noch zweifelhafter dadurch, daß weder ihre Verwandlung in unverkennbare Eizellen mit großem, hellen Kern und dunkler Ringzone, noch ihr Übertritt ins Entoderm verfolgt wurde, wo solche Eizellen stets anzutreffen sind. Endlich fehlten jene »weiblichen Keimstätten« gerade bei den jungen Medusen, wo die ersten Eizellen im Anfang der Radialkanäle sichtbar waren (Nr. 40, Fig. 5), und wurden bloß an viel älteren, bereits mit Ovarien versehenen Medusen beobachtet. — Dies alles spricht aber, bis eine bessere Begründung vorliegt, ganz entschieden gegen die Deutung jener Ectodermverdickungen als weiblicher Keimstätten.

Nicht besser steht es mit den im subumbrellaren Ectoderm wandernden Eizellen. Erstens stützt sich diese Beobachtung nur auf die Flächenansicht einer der jüngsten Medusen ohne sichtbare Keimstätten, deren Subumbrellarepithel künstlich so verschoben war, daß einige Eizellen neben den Radialkanälen lagen. Dies dürfte aber doch kein einwandfreies Präparat sein, besonders da solche »ectodermale« Eizellen später nicht mehr angetroffen wurden. Aber selbst die Richtigkeit dieser Deutung zugegeben, kann dies keineswegs den ectodermalen Ursprung der Eizellen beweisen, da nach Hartlaub selbst in den Ovarien der Übertritt entodermaler Eizellen ins Ectoderm nicht selten ist, also jene angeblich im Subumbrellarepithel wandernden Eizellen ebensogut aus dem Entoderm der Radialkanäle stammen konnten.

So erweist sich die ganze Beweisführung Hartlaubs als eine Reihe von Deutungen, die weniger zwingend als den Theorien Weismanns vom Ursprung der Medusen und der Keimstätte-Verschiebung angepaßt erscheinen, obgleich diese Theorien, wie wir sehen werden, vor allem

gerade von dem Nachweise des ectodermalen Ursprungs aller Keimzellen der Hydropolypen abhängen. Ein solcher Ursprung ist für die Eizellen von *Obelia adelungi* und *O. helgolandica* nicht einmal wahrscheinlich gemacht. Immerhin will ich seine Möglichkeit, trotz der gegenteiligen Befunde bei andern Obelien, wegen der bereits angegebenen Beobachtungen von doppelten Keimstätten in andern Arten nicht bestreiten.

32. Clytia johnstoni (Taf. XVIII).

Die Medusen dieser Art entwickeln sich im allgemeinen ebenso wie die *Obelia*-Medusen, zeigen aber doch gewisse Eigentümlichkeiten, durch die sie sich wieder andern Medusen (*Campanularia calyculata, Athecata*) nähern. Die Gonangien von *Clytia johnstoni* gleichen denen von *Campanularia hincksi*: sie sind becherförmig, geringelt und entspringen mit kurzem Stiel aus der Hydrorhiza. Die Gonanthen sind mit einer großen Deckenplatte versehene Schläuche, an denen die Medusenknospen von oben nach unten fortschreitend und meist an verschiedenen Seiten hervorwachsen. Diese Knospen erscheinen gleich anfangs birnförmig und erreichen bald, ungleich den *Obelia*-Medusen eine becherförmige Gestalt, wodurch natürlich die Form der Umbrella und des Glockenkerns bestimmt wird. — Die Mantelhüllen entwickeln und verhalten sich ebenso wie bei *Obelia*.

Über die Entwicklung der Medusenknospen von *Clytia johnstoni* ist mir nur die Notiz von Weismann bekannt: »Die Bildung der Meduse erfolgt unter Vermittlung eines Glockenkerns, ganz so, wie es oben von mehreren Tubulariden beschrieben wurde« (Nr. 70, S. 158). Dies ist, wie vorauszusehen war, nicht richtig. Denn nachdem die von Weismann bestätigte Agassizsche Darstellung von der Entwicklung der Hydromedusen sich in allen wesentlichen Punkten als unrichtig erwiesen hat, kann die von vornherein zu erwartende und tatsächlich zutreffende Identität in der Entwicklung aller Hydromedusen sich nicht auf jene Darstellung, sondern nur auf den Tatbestand beziehen, den ich nach meinen Beobachtungen über jene Entwicklung festgestellt habe.

An den Medusenknospen von *Clytia johnstoni* läßt sich die Entstehung der Radialschläuche sehr gut an Längsdurchschnitten verfolgen. An den jüngsten Knospen, denen ein Glockenkern noch fehlt und deren Entodermkuppe noch eine glattkonvexe Außenfläche hat, kann die darunterliegende Lichtung des Entodermschlauchs schon seitlich in Zipfel ausgezogen sein (Fig. 379), was, wie die folgenden Entwicklungsstufen zeigen, der Ausgangspunkt von Radialschläuchen ist.

Denn in den nächstälteren Knospen ist die Entodermkuppe, durch die ganze Schnittserie hindurch, in der Mitte noch immer konvex vorgewölbt, dagegen seitlich (in einer Radialebene) in je einen zapfenförmigen Fortsatz ausgewachsen, in den einer von den genannten Zipfeln der Höhlung vorragt (Fig. 380). Und darin sind die Wurzeln von Radialschläuchen nicht zu verkennen, die also nicht durch einen nach innen einwachsenden Glockenkern hervorgerufen werden, sondern selbständig entstehen.

Allerdings ist das Scheitelectoderm derselben Knospen schon merklich verdickt, was zweiffellos die erste Anlage des Glockenkerns bedeutet; statt aber das Entoderm einzubuchten, wölbt es sich vielmehr kappenförmig über der vorragenden Mitte desselben, erinnert also an die ursprünglichste Form des Innenectoderms der Keimsäcke und Gonanthen. Erst nachdem die Entodermkuppe unsrer Medusenknospen sich wesentlich verbreitert hat und in wirkliche Radialschläuche ausgewachsen ist, sinkt ihre Mitte oder die Spadixplatte im Zusammenhang mit jenem peripherischen Wachstum etwas ein, worauf die Glockenkernanlage den dadurch zwischen den Radialschläuchen entstandenen Raum mit entsprechender Vorwölbung ausfüllt (Fig. 383).

Durchmustert man eine passende Serie von Längsdurchschnitten solcher jungen Knospen, so kann man leicht in einem vollkommenen Radialschnitt zwei Radialschläuche in ihrer ganzen Länge und in einem der folgenden, mehr tangentialen Schnitte nur deren kurze Anschnitte, zwischen ihnen aber einen dritten Radialschlauch treffen (Fig. 383, 384). Und dies wiederholt sich in der entgegengesetzten Richtung der Schnittserie, so daß man gerade so wie in den entsprechenden Medusenknospen von *Podocoryne* (S. 9) alle vier Schläuche derselben Knospe nacheinander zur Anschauung bringen kann. Dies gelingt um so leichter, als sie ähnlich wie bei *Obelia* recht weit voneinander abstehen. Projiziert man ferner zwei derartige Schnitte genau aufeinander, so zeigt sich, daß die Schläuche recht ungleich lang sind (Fig. 385); Querdurchschnitte von gleichen Knospen beweisen endlich, daß dies keine Zufälligkeit ist, sondern daß zwei einander gegenüberliegende Schläuche regelmäßig breiter und länger sind als die andern, so daß die obersten Querdurchschnitte nur zwei Schläuche und einen entsprechend abgeänderten Gesamtumriß zeigen (Fig. 381, 382). Damit hängt es natürlich zusammen, daß auch die Randwülste dieselbe, erst später vergehende Ungleichheit aufweisen (Fig. 389); und diese mag auch die Ursache sein, daß die Radialschläuche bisweilen bloß in der Dreizahl vorkommen (Fig. 388).

Nachdem der anfangs kappenförmige Glockenkern von *Clytia* sich zwischen die Radialschläuche eingesenkt hat, besitzt er wie bei *Obelia* einen kreuzförmigen Querdurchschnitt (Fig. 382); seine Aushöhlung erfolgt so, daß die Glockenhöhle anfangs noch von einem lockeren Zellennetz durchzogen wird, was nicht nur an die gleiche Bildung bei *Bougainvillea* und *Dendroclava*, sondern auch an die unregelmäßige Aushöhlung des Innenectoderms von *Campanularia verticillata* und *C. hincksi* erinnert. Da, wie schon erwähnt, die Medusenknospen von *Clytia* sich frühzeitig becherförmig strecken, vertieft sich auch der Glockenkern entsprechend (Fig. 386, 387); dies und die späte Eröffnung der Glockenhöhle unterscheiden die Medusenknospen von *Clytia* auffallend von denen der Obelien. — Indem die ganz dünn auslaufenden Kanten der Radialschläuche zwischen dem Subumbrellarepithel und dem Außenectoderm einander entgegenwachsen und so die Umbrellarplatten herstellen, werden jene beiden ectodermalen Schichten auch interradial voneinander getrennt (Fig. 388). — Die Entstehung des Ringkanals habe ich nicht besonders verfolgen können; er existiert aber schon vor der Eröffnung der Glockenhöhle (Fig. 390).

Noch in einer andern Hinsicht unterscheiden sich die Medusen von *Clytia* von den *Obelia*-Medusen und nähern sich denen von *Campanularia calyculata*, nämlich in der Entwicklung von Randwülsten. Sie sind, abgesehen von ihrer schon erwähnten Ungleichheit, sehr groß und bis an die Umbrella voneinander getrennt, so daß ein vollkommen interradialer Durchschnitt eine durchaus ebene Decke der Glockenhöhle als Anlage des Velum zeigt (Fig. 390); die an radialen Durchschnitten zwischen den Randwülsten sichtbare tiefe »Einstülpung« ist also, wie ich schon bei *Podocoryne* und *Syncoryne* auseinandersetzte (S. 15, 37), ein täuschendes Bild. Zwischen den vier ersten tentakelbildenden Randwülsten entstehen sehr bald vier interradiale Wülste; es ist daher recht wahrscheinlich, daß später zu den vier ersten Tentakeln vier weitere hinzukommen (vgl. Hincks, Nr. 45, S. 141—144). — Ebenfalls verschieden von *Obelia* bildet sich bei *Clytia* das Manubrium sehr spät, nach der Entstehung der Randwülste.

Die Keimbildung erfolgt bei *Clytia*, wie es schon Weismann angab (a. a. O.), erst in den freien Medusen; denn aus dem Gonangium ausgetretene, aber noch nicht abgelöste Medusen — die ältesten, die ich kennen lernte — zeigten noch keine Spur von Keimzellen.

II. Vergleichender Teil.

Die Entwicklung der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen ist eine so mannigfaltige und divergiert in so vielen Richtungen, daß die Möglichkeit ausgeschlossen war, bei der Untersuchung der einzelnen Arten eine ausgiebige Vergleichung mit andern Entwicklungsverläufen durchzuführen. Eine solche kritisch-vergleichende Übersicht und Zusammenfassung mußte vielmehr einem besonderen Schlußabschnitt vorbehalten bleiben. Und da meine voranstehenden Untersuchungen hauptsächlich auf die Entwicklung der Medusen und übrigen Keimträger (Gonanthen, Keimsäcke, Geschlechtsknospen) der Hydropolypen und erst in zweiter Linie auf die damit häufig aufs engste verknüpfte Bildung der Keime und Gonaden gerichtet waren, so ist es natürlich, daß ich hier vor allem die genetischen Beziehungen jener beiden Gruppen von Geschlechtsindividuen zur Sprache bringe.

Ebenso ist es selbstverständlich, daß ich mich dabei fast ausschließlich auf Weismanns grundlegende Untersuchungen über denselben Gegenstand beziehe. Denn sie sind bis zum Augenblick die einzigen in der einschlägigen Literatur, die sich nicht nur auf eine sehr große Anzahl von Gattungen und Arten erstrecken[1], sondern auch ihren Verfasser zu umfassenden Vergleichen und allgemeinen Schlußfolgerungen veranlaßten, die, so weit ich sehe, sich noch immer einer allgemeinen Anerkennung erfreuen. Allerdings verfügten auch Agassiz und Allman über ein reiches Material, das aber für eine eingehende vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung kaum benutzt wurde. Alle übrigen Beobachter auf diesem Gebiet beschränkten sich dagegen auf eine einzelne Art oder nur wenige Arten, so daß sie schon in den vorausgegangenen Kapiteln ausreichend berücksichtigt werden konnten.

Weismanns eigentliches Ziel war freilich in erster Linie nicht dasselbe, das ich oben als das meinige bezeichnete. Seine Untersuchungen waren ja zunächst auf »die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen« gerichtet und so galten auch seine »Schlüsse aus den Tatsachen« namentlich der Begründung der von ihm aufgestellten Hypothese von der phyletischen Keimstätte-Verschiebung. Diese Hypothese, auf die ich erst weiter unten näher eingehen werde, ist aber aufs innigste mit der Geschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen ver-

[1] Es sind im ganzen 29 Gattungen mit 32 Arten; ich selbst bearbeitete 25 Gattungen mit 36 Arten.

knüpft, die daher auch von Weismann in umfassender Weise behandelt wurde. Zur Begründung jener Hypothese ging er nämlich von der Voraussetzung aus, daß alle sessilen Keimträger der Hydropolypen rückgebildete Abkömmlinge von freien Hydromedusen seien (Nr. 70, S. 229 ff.); dann stellte er fest, daß in den freien Medusen Keimstätte und Reifungsstätte im Ectoderm des Manubrium zusammenfielen, in den sessilen Keimträgern dagegen die Keimstätte, von der unverändert bleibenden Reifungsstätte getrennt, im Ectoderm oder Entoderm weiter zurückliegender Abschnitte, bis in die Hydranthen hinein, läge, so daß die Keimzellen stets zu der ursprünglichen Reifungsstätte zurückwanderten.

Diese allmähliche und rückwärtige Verschiebung der Keimstätte war also nur denkbar unter der genannten Voraussetzung, daß die sessilen Keimträger von Medusen abstammten; und so war Weismann veranlaßt, diesen Zusammenhang nachzuweisen. Obgleich also unsre beiden Untersuchungen schließlich dieselben Dinge betrafen, war unser Ausgangspunkt und das Ziel ein verschiedenes; bei mir fiel beides in der Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen zusammen, wogegen Weismann zuerst die Keimstätten und die Wanderungen der Keimzellen ins Auge faßte und infolge dessen versuchen mußte, einen ganz bestimmten Zusammenhang der Geschlechtsindividuen festzustellen. Daß unter solchen Umständen die Ergebnisse beider Untersuchungsreihen nicht zusammenfallen würden, war unschwer vorauszusehen.

1. Die bisher gültige Auffassung über den phyletischen Zusammenhang der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen.

Schon seit längerer Zeit gilt es allgemein als sicher, daß die stockbildenden Hydropolypen mit allen ihren verschiedenen Individualformen von einer einfachsten *Hydra*-ähnlichen Form abstammen, sei es, daß die sessilen Keimträger direkt aus Hydranthen hervorgingen (polypoide Keimträger) und zu den Hydromedusen hinführten, oder daß umgekehrt diese letzteren durch eine direkte Umwandlung der Hydranthen entstanden und durch Rückbildung zu jenen sessilen, aber dann medusoiden Keimträgern wurden. Diese letztere Auffassung ist, wie Weismann selbst hervorhebt (Nr. 70, S. 255), schon von Gegenbaur, v. Koch und Hamann erörtert worden[1], ohne daß sie einen wirk-

[1] Auch Aggasiz und Allman vertreten, wie schon bemerkt, dieselbe Ansicht.

lichen Nachweis dafür beizubringen vermochten, weil ihnen der Bau dieser Keimträger unbekannt war. Weismann glaubte nun aus diesem ihm bekannt gewordenen Bau und einigen andern Momenten die vermißte Begründung liefern zu können[1].

A. Der Ursprung der sessilen Keimträger.

Als erstes Zeugnis für die Abstammung der sessilen Keimträger (Gonanthen, Keimsäcke, Geschlechtsknospen) von Medusen führt Weismann den durch Rückbildung verdeckten Medusenbau an, den er, wie wir sahen, bei der Mehrzahl jener Gebilde erkannt haben will. In der Reihe solcher Formen stehen natürlich *Pennaria* und *Tubularia* oben an, kommen aber hier nicht weiter in Frage, weil ihre Geschlechtsindividuen wenigstens nach ihrer Entwicklung zweifellos echte Hydromedusen sind und erst im späteren Verlauf ihrer Ausbildung unverkennbare Rückbildungserscheinungen zeigen. Bei den übrigen Formen handelt es sich aber nicht um einen ähnlichen evidenten Medusenbau, sondern, wie es Weismann selbst ausspricht (Nr. 70, S. 238), nur um mehr oder weniger deutliche Homologien ihrer Teile mit denen von echten Hydromedusen. Dazu gehören die folgenden Gattungen: *Hydractinia, Clava, Coryne, Cladocoryne, Pachycordyle, Sertularia, Plumularia, Antennularia* ♀, *Halecium, Campanularia flexuosa* ♀, *Gonothyraea.*

Diese Polypen habe ich sämtlich, bis auf *Cladocoryne* und *Pachycordyle,* ebenfalls untersucht. Da jedoch diese zwei Gattungen nach Weismann (Nr. 70, S. 88) und Hargitt (Nr. 38) in der Hauptsache mit *Gonothyraea* übereinstimmen (S. 229), gilt für sie wahrscheinlich dasselbe wie für die letztere Gattung. — An den männlichen Keimträgern von *Antennularia* und *Campanularia flexuosa,* sowie in beiden Geschlechtern von *Aglaophenia, Cordylophora, Heterocordyle, Corydendrium, Eudendrium, Sertularella* und *Opercularella* vermochte Weismann die gesuchten Homologien nicht nachzuweisen. Sie werden daher später besonders besprochen werden.

Faßt man nun die erwähnten Homologien der erstgenannten Gruppe ins Auge, so könnte man ja von vornherein sagen, daß bei ihrer Beurteilung Weismann und ich schon deswegen nicht übereinstimmen konnten, weil unsre Darstellungen von der Entwicklung der Hydromedusen recht weit auseinandergingen. Nun ist ja diese Differenz allerdings, wie es sich schon genügend gezeigt hat, von grundsätzlicher Be-

[1] Die Forscher, die auf Weismann gefolgt sind, nahmen seine allgemeinen Auffassungen mit geringen Abweichungen an.

deutung; ich möchte aber doch einen gewissen Nachdruck auf die Feststellung legen, daß jene Differenz ebenso wie alle übrigen Differenzen hinsichtlich der in Frage stehenden Keimträger in geringerem Grade auf unsre verschiedenen Beobachtungen als auf die verschiedene Bewertung und Behandlung der Entwicklungsgeschichte zurückzuführen ist. Weismann mißt nämlich der letzteren als Auskunftsmittel über Homologien und Verwandtschaft eine nur sehr geringe oder überhaupt gar keine Bedeutung bei, was sich ohne weiteres ergibt, wenn man auf seine schon besprochene Interpretation der Gonanthen von *Coryne pusilla* zurückgreift (S. 93). Ich führe sie hier mit Weismanns eignen Worten an:

»Aus einer Art von entodermalem Glockenkern spaltet sich einerseits die Gonaden-Anlage ab, anderseits zwei Zellenblätter oder -hüllen, die nur mit der Entodermlamelle und dem äußeren Blatt des Glockenkerns verglichen werden können. Es bildet sich also mittelst dieses »entodermalen Glockenkerns« ein Gonophor von echt medusoidem Bau, und es wäre wahrlich eine gewaltsame Annahme, wollte man diese vollständige Homologie nur für ein Trugbild, eine Zufälligkeit erklären und einen genetischen Zusammenhang mit der Medusenform in Abrede stellen. Es geht dies um so weniger an, als die Gattung *Syncoryne* sich von *Coryne* nur darin unterscheidet, daß sie Medusenbrut hervorbringt. Die *Syncoryne*-Meduse entwickelt sich mittelst eines gewöhnlichen Glockenkerns und ihre Gonaden legen sich im Ectoderm des Manubriums der Meduse an. Wenn nun aber *Coryne* von *Syncoryne* abstammt — und eine näher verwandte Form könnte nicht gedacht werden — so muß der heutige »entodermale Glockenkern« von *Coryne* von dem phyletisch älteren ectodermalen Glockenkern von *Syncoryne* abstammen« (Nr. 70, S. 238).

Mit andern Worten: Die Übereinstimmung fertiger Körperteile verschiedener Tiere nach Form- und Lagebeziehungen soll ihren gemeinsamen Ursprung und somit die nähere Verwandtschaft der ganzen Tiere bezeugen, auch wenn ihre individuelle Entstehung eine durchaus heterogene ist. Auf Grund einer solchen Auffassung kann natürlich der vergleichenden Entwicklungsgeschichte bei der Aufdeckung stammesgeschichtlicher Beziehungen nur eine ganz untergeordnete Rolle zufallen: entweder hat sie das bereits anderweitig Festgestellte zu bestätigen oder ihr Widerspruch bleibt unbeachtet. Die notwendige Folge davon ist, daß die für ziemlich überflüssig gehaltene Entwicklungsgeschichte auch nur flüchtig behandelt wird, wenn man sie überhaupt befragt.

Ich habe die Berechtigung dieser eben gekennzeichneten Auffassung

schon in dem über *Coryne* handelnden Kapitel bestritten, bin aber dort nicht näher darauf eingegangen, weil für den damaligen Zweck die Feststellung genügte, daß die von Weismann behauptete vollständige Übereinstimmung der fertigen Teile der Gonanthen von *Coryne* und der Medusen, worauf sich seine Folgerungen stützten, überhaupt nicht existiert. Jetzt ist es aber an der Zeit, jenen meinen Einspruch zu begründen, wobei ich mich freilich auf einige Hauptpunkte beschränken muß.

Der verwandtschaftliche Zusammenhang verschiedener Tiere wird bekanntlich festgestellt auf Grund der Übereinstimmung ihrer Körperteile nach Form- und Lagebeziehungen. Nun gibt es aber zwei verschiedene Gebiete einer solchen Übereinstimmung, je nachdem sie sich auf die individuelle Entwicklung der verglichenen Teile bezieht (genetische Übereinstimmung) oder deren letzte Bildungsstufen betrifft (anatomische Übereinstimmung). Ferner kommen die verschiedenen Verbindungen dieser beiderlei Übereinstimmungen in zwei ganz getrennten Kategorien zum Ausdruck. 1) Wo eine genetische Übereinstimmung von miteinander verglichenen Körperteilen vorliegt, setzt sie sich, freilich in sehr wechselndem Grade, bis zu einer anatomischen Übereinstimmung derselben Teile fort, so bei den verschiedenen Hydromedusen. 2) Es besteht nur eine gewisse anatomische Übereinstimmung der Teile, während eine entsprechende genetische Übereinstimmung fehlt (die Gonanthen von *Hydractinia* und von *Coryne*).

1) Bei Artgenossen ist die vollständige anatomische Übereinstimmung nur die unmittelbare Fortsetzung einer ebenso vollständigen genetischen Übereinstimmung; und da diese bis zum Reifezustande ununterbrochen fortlaufende Identität der Entwicklung ausnahmslos mit dem gemeinsamen Ursprunge der Artgenossen zusammenhängt, so folgt daraus, daß sie aus ihm erfließt und anderseits ihn bezeugt. Vergleicht man dagegen die individuelle Entwicklung von Angehörigen verschiedener Arten, Gattungen, Familien usw., so zeigt sich eine Abnahme jener verwandtschaftlichen Übereinstimmung, und zwar stets zuerst und am stärksten auf den letzten Entwicklungsstufen, später und schwächer oder gar nicht merklich auf den früheren und gar den ersten Entwicklungsstufen. — Dies heißt also: Die relative Übereinstimmung von divergierenden Formen nimmt in ihrer individuellen Entwicklung rückwärts zu, so daß die frühesten Entwicklungsstufen gerade am längsten die ursprüngliche Bildung bewahren und dadurch die Verwandtschaft offenbaren (biogenetisches Grundgesetz), während die anatomische Übereinstimmung schließlich bis zur Unkenntlichkeit geschwunden sein kann. Diese Regel hat,

wenn man von hier nicht diskutablen scheinbaren Ausnahmen absieht, allgemeine Gültigkeit.

Versteht man nun unter Homologie die aus einem gemeinsamen Ursprunge herrührende und ihn daher bezeugende Übereinstimmung der Körperteile nach ihren Form- und Lagebeziehungen, so ist sie vor allem in der individuellen Entwicklung jener Teile zu suchen und offenbart sich am vollkommensten auf den frühesten Entwicklungsstufen, weniger vollkommen oder selbst gar nicht im Reifezustand. Allerdings können echte Homologien und Verwandtschaft auch bloß aus einem vergleichend-anatomischen Befund erschlossen werden, aber nur dann, wenn voller Anlaß vorliegt, die genetische Übereinstimmung der verglichenen Teile stillschweigend vorauszusetzen. Die sicherste und im Zweifelfalle einzig sichere Entscheidung über eine bestimmte verwandtschaftliche Beziehung liefert die vergleichende Entwicklungsgeschichte.

2) Ganz andrer Art ist die zweite der oben unterschiedenen Kategorien, nämlich die ausschließlich anatomische Übereinstimmung. Allerdings kann auch eine einst bestandene genetische Übereinstimmung nach einer weit fortgeschrittenen Divergenz von Formen gemeinsamen Ursprungs sich merklich vermindern und unter Umständen so gut wie ganz schwinden; dann ist es aber auch ausgeschlossen, daß gleichzeitig die anatomische Übereinstimmung, die einst die unmittelbare Fortsetzung und Folge jener genetischen Übereinstimmung war, während des Schwundes dieser letzteren unverändert fortdauere und daher für sich allein den gemeinsamen Ursprung der verglichenen Teile und der ganzen Arten bezeugen könnte. Denn erstens fehlt jede Spur eines Beweises für eine solche Annahme und zweitens würde sie in direktem Widerspruch zu dem vorhin erörterten und allgemein anerkannten biogenetischen Grundgesetz stehen. — Auf der andern Seite bezeugen die allbekannten Erscheinungen der Konvergenz oder Homoidie, daß selbst eine recht weit gehende anatomische Übereinstimmung heterogen entstehender Teile vorkommt, ohne daß irgendwelche nähere verwandtschaftliche Beziehung zwischen ihren Trägern auch nur vermutet werden kann. Nach der vorhandenen Erfahrung muß also jede tatsächlich einseitige anatomische Übereinstimmung für eine Homoidie erklärt werden, die in Fragen der Genealogie der Tiere keinerlei Bedeutung hat.

Freilich nannte man vor dem Bekanntwerden der modernen Descendenztheorie jede anatomische Übereinstimmung eine »Homologie«, und sah darin das Merkmal einer »Verwandtschaft«, d. h. einer Beziehung,

die damals zweifellos hauptsächlich im Sinne einer Formverwandtschaft gedacht war. Seitdem man aber unter »Homologie« das Merkmal eines wirklichen gemeinsamen Ursprungs versteht, und im biogenetischen Grundgesetz zum Ausdruck gebracht hat, daß diese Homologie am vollkommensten und ausschlaggebend in der Entwicklungsgeschichte der Tiere zu suchen sei, ist die Anwendung desselben Namens auf die eben gekennzeichnete Homoidie nur geeignet, Mißverständnissen Tor und Tür zu öffnen.

Kehren wir nunmehr zur unterbrochenen Beurteilung der Gonanthen von *Coryne pusilla* zurück. Sie bieten im Vergleich mit denen von *Hydractinia, Clava* u. a. ein ganz klassisches Beispiel einer Homoidie, indem die Gonadenhüllen von *Coryne* entodermalen, der analoge »Glockenkern« von *Hydractinia, Clava* und der echten Hydromedusen dagegen ectodermalen Ursprungs ist. Wenn ich daher gemäß der obigen Auseinandersetzung es für unzulässig erkläre, auf Grund dieser Homoidie die verglichenen Teile voneinander abzuleiten, so bleibe ich auf dem durch die vergleichende Entwicklungsgeschichte geschaffenen empirischen Boden. — Anders Weismann. Die angebliche anatomische Übereinstimmung derselben Teile genügt ihm zur Behauptung, daß die entodermale Gonadenhülle von *Coryne* vom ectodermalen Glockenkern der *Syncoryne sarsi* abstamme, und zwar aus dem einzigen Grunde, weil es eine »gewaltsame Annahme« wäre, die Ähnlichkeit der fertigen Teile wegen ihrer heterogenen Entstehung für belanglos erklären zu wollen. Dies heißt doch nichts andres, als daß der Beobachter über die Stammverwandtschaft der Tiere nach dem Eindruck entscheiden dürfe, den die anatomischen Befunde auf ihn machen, wogegen auch die klarsten entgegenstehenden Befunde der Entwicklungsgeschichte keinerlei Bedeutung haben sollen. Damit ist der vollständige Gegensatz zu der vorhin empirisch begründeten Untersuchungsmethode klar ausgesprochen und wird durch die weiteren Ausführungen Weismanns vollends illustriert.

Nachdem er auf Grund einer bloßen Homoidie sich veranlaßt sah, die Verwandlung eines ectodermalen Teils in einen entodermalen anzunehmen, versuchte er diesen Vorgang noch im einzelnen auszudenken. »Ich denke mir nun, daß bei *Coryne* ebenfalls eine Verschiebung der Keimstätte ins Entoderm stattgefunden hat, aber so, daß nicht bloß die Ur-Keimzellen allein auswandern, sondern alle Zellen, aus denen sich sonst der Glockenkern gebildet hätte. Die Stammzellen des Glockenkerns würden also hier nicht als kompakte Masse das Entoderm zurückdrängen, sondern vielmehr wirklich ins Entoderm

auswandern und zwar einzeln. Erst nach ihrer Ankunft im Entoderm würden sie sich dann zu einem Gebilde zusammenfügen, welches sich ganz ähnlich verhält wie ein echter Glockenkern« (Nr. 70, S. 238).

Der Kern dieser ganzen Darstellung ist also der, daß die einer bestimmten Ansicht widersprechende tatsächliche Entwicklung eines Körperteils für eine Täuschung erklärt und durch einen zu jener Ansicht passenden ausgedachten Vorgang zu ersetzen versucht wird. Deutlicher kann die Verkennung und Unterschätzung der Entwicklungsgeschichte in den hier vorliegenden genealogischen Fragen nicht gekennzeichnet sein; und nur von diesem Standpunkt aus läßt sich Weismanns Beurteilung des Baues der vorhin genannten Keimträger verstehen.

Natürlich steht sie vor allem unter dem Einfluß des Hauptirrtums in der Entwicklungsgeschichte der Medusen, daß nämlich die umbrellaren Entodermteile aus einer »primären Entodermlamelle«, einem »zweischichtigen Entodermbecher« hervorgingen. Dieser vermeintliche fundamentale Bestandteil eines Medusenbaues war noch niemals in der einzigen einwandfreien Weise, nämlich auf Querdurchschnitten ganz junger Medusenknospen unmittelbar nachgewiesen, sondern nur aus andern Befunden erschlossen worden. Auch Weismann unterließ eine so eingehende Untersuchung, obgleich er selbst die Bedeutung der Schnittmethode für die Untersuchung der Medusenknospen mehrfach hervorgehoben hat (Nr. 70, S. 113, 117, 119, 157), und wiederholte nur die älteren Angaben, um dann die Homologa der medusoiden Entodermlamelle bei den sessilen Keimträgern zu suchen.

Auch dabei wurde die Entwicklungsgeschichte wenig berücksichtigt. In der Regel soll der Nachweis einer dünnen Zellschicht zwischen dem Außenectoderm und dem angeblichen Glockenkern genügen, um daraus eine Entodermlamelle zu konstruieren, selbst wo sie bei ihrer ersten Erscheinung gerade umgekehrt wie der vorbildliche Entodermbecher der Medusenknospen den Glockenkern nicht von unten umgreift, sondern kalottenförmig von oben bedeckt (*Clava, Hydractinia, Coryne*). — So gelangt Weismann, trotz der teilweise eklatanten Widersprüche der Entwicklungsgeschichte zum Ergebnis, daß alle früher genannten Keimträger, die außer einem einfachen Ectoderm- und Entodermepithel noch andre Schichten enthielten, neben einem Glockenkern auch eine Entodermlamelle besäßen. Die von mir angestellte entwicklungsgeschichtliche Untersuchung hat dagegen gezeigt, daß eine Entodermlamelle weder bei den Medusen noch den sessilen Keimträgern der Hydropolypen vorkommt.

Einen scheinbar besseren Erfolg hatte Weismann bei dem Nach-

weise des zweiten Hauptteils des Medusenbaues, nämlich des Glockenkerns, in denselben Keimträgern. Denn nachdem VAN BENEDEN in den Gonanthen von *Hydractinia* zum ersten Mal ein glockenkernähnliches Gebilde gefunden hatte, das tatsächlich aus dem Scheitelectoderm entspringt, sich ablöst und aushöhlt, bestätigte WEISMANN das gleiche Vorkommnis außerdem noch bei *Clava, Cladocoryne* und *Gonothyraea*. Leider schloß sich daran keine zusammenhängende entwicklungsgeschichtliche Untersuchung an, indem nur einzelne Folgezustände außerhalb ihres Zusammenhangs, aber unter der Voraussetzung der Existenz eines echten Glockenkerns gedeutet wurden. So hielt WEISMANN nach dem Vorgange VAN BENEDENS Teile des Innenectoderms (*Hydractinia*), dann die »Außenkappe« von *Clava*, und die Tentakelplatte von *Gonothyraea* für eine Entodermlamelle und den ursprünglichen Entodermschlauch für einen Spadix, und glaubte dadurch die richtigen Form- und Lagebeziehungen des angeblichen Glockenkerns, des medusenbildenden Organs, zu erweisen, während die Entwicklungsgeschichte von allen jenen genetischen Übereinstimmungen nichts weiß.

Entwicklungsgeschichtlich noch weniger begründet waren die gleichen Deutungen WEISMANNS an den Gonangien der Thecaphora. So war ihm die erste Entstehung der Keimsäcke der Sertulariden und Plumulariden, die er an der Wurzel ihrer späteren Stiele aus den Gonanthen hervorknospen ließ (Nr. 70, S. 14) gar nicht bekannt und folglich ebensowenig die Entstehung ihrer Gonadenhüllen. Dennoch deutete er die verschiedenen Schichten der älteren Keimsäcke, obschon deren Zahl dazu nicht stimmte, schlechtweg als Außenectoderm, Entodermlamelle, zweiblättrigen Glockenkern und fand darin einen »völlig deutlichen medusoiden Bau« (Nr. 70, S. 243).

Bei allen diesen Deutungen wiederholt sich das, was bei *Coryne* nur besonders auffällig hervortrat, daß WEISMANN die Homologien zwischen Medusen und sessilen Keimträgern hauptsächlich aus einzelnen anatomischen Ähnlichkeiten und nicht aus ihrer Entwicklungsgeschichte ableitete. Das Ergebnis seiner Untersuchung, daß die bezeichneten Keimträger wirklich einen medusoiden Bau haben, ist denn auch verfehlt. Nach Ausweis ihrer Entwicklungsgeschichte besitzen die Keimträger von *Hydractinia, Clava, Coryne, Sertularia, Plumularia, Aglaophenia, Halecium, Campanularia flexuosa, Gonothyraea* keinen medusoiden Bau; und wahrscheinlich schließen sich ihnen auch *Cladocoryne* und *Pachycordyle* an.

Natürlich wird dieses Ergebnis dadurch nicht beeinträchtigt, daß das Innenectoderm dieser Polypen durch seine ectodermale Abkunft

dem Glockenkern ganz allgemein homolog ist (S. 78, 227); denn gerade in den für eine vollständige Homologie wichtigen Form- und Lagebeziehungen unterscheidet es sich ganz wesentlich von einem Glockenkern und kann nur als Material für die Herstellung eines echten Glockenkerns gelten. Dagegen wird die Unzulänglichkeit der kritisierten Untersuchungsmethode dadurch besonders beleuchtet, daß die einzigen unter allen von Weismann untersuchten sessilen Keimträgern, die, wie ich bereits zeigte (S. 109), wenigstens alle Hauptanlagen zu einer Medusenbildung besitzen, nämlich diejenigen von *Cordylophora*, nach Weismann »keine Spur von medusoidem Bau zeigen« (Nr. 70, S. 251).

Der angebliche Medusenbau der fraglichen Keimträger genügte aber Weismann noch nicht zur Begründung ihrer Abstammung von Medusen; denn jene Organisation konnte auch an sessilen Keimträgern original entstanden sein (Nr. 70, S. 254). Deshalb ergänzte er seine Beweisführung durch die folgenden Erwägungen (S. 255—257):

1) Wenn die Keimträger mit medusoidem Bau polypoiden Ursprungs wären, so müßte es solche mit kurzer Medusenglocke geben, da diese ja nur durch allmähliche Umwachsung der primären Geschlechtsknospe entstanden gedacht werden könne. Solche Keimträger kämen aber bei den Hydropolypen nicht vor; vielmehr enthielten selbst Keimträger von »wenig entwickelter Medusenform« »die Glocke in ihrem ganzen Umfang und in allen ihren Schichten«. Dies schließe also eine progressive Entwicklung der Keimträger vom Hydranthen zur Meduse aus, und beweise ihre regressive Bildung, d. h. ihre Abstammung von Medusen.

2) Ein weiteres Zeugnis dafür sei die Entodermlamelle, die sich in denselben »dünnsten Glockenwänden« der Keimträger findet, und »deren Vorhandensein sich durchaus nicht verstehen läßt, wenn man progressive Entwicklung voraussetzt, denn die Entodermlamelle mit den Radialkanälen könnten erst dann in die Glocke hineingewachsen sein, wenn deren Dicke eine besondere Nahrungszufuhr erheischte«.

3) Ferner sei es »unerklärlich«, daß der Glockenkern, das Embryonalorgan der Medusen, in Keimträgern mit ganz schwach ausgesprochenem medusoidem Bau vorkäme, ohne daß er eben von Medusen ererbt wäre. Denn die Auffassung van Benedens, daß der Glockenkern aus der Gonadenanlage eines polypoiden Keimträgers hervorgegangen sei, habe sich als irrig erwiesen.

4) Endlich wären die Keimstätte-Verschiebung und die Rückkehr

der im Entoderm befindlichen Keimzellen in die dem Ectoderm des Manubrium entsprechende Schicht der Keimträger »vollkommen unverständlich«, wenn diese nicht von Medusen abstammten.

Aus allen diesen Gründen, nämlich aus dem besondern Bau der Keimträger »in Verbindung mit der wahren Lage ihrer Keimstätte« dürfe man mit voller Sicherheit behaupten, daß wenigstens alle Keimträger mit medusoidem Bau auch wirklich medusoiden Ursprungs sind.

Diese Erwägungen (Punkt 1—3) stützen sich allerdings auf entwicklungsgeschichtliche Gründe; diese erflossen aber nicht einer wirklichen Beobachtung, sondern rein hypothetischen Vorstellungen. Zuerst stellte Weismann fest, wie die fraglichen Keimträger aussehen müßten, wenn sie polypoiden Ursprungs wären. Ihre Glocke mußte die primäre Geschlechtsknospe allmählich umwachsen und daher anfangs ganz kurz sein; sie mußte ferner dick und ernährungsbedürftig sein, um die Entstehung der Entodermlamelle und der Radialkanäle zu veranlassen, und der Glockenkern mußte, da er ein spezifisches Medusenorgan sei, in polypoiden Keimträgern fehlen. Und dies alles, weil jede andre Vorstellung desselben Entwicklungsganges undenkbar, unverständlich, unerklärlich wäre — sachliche Gründe erfahren wir nicht.

Diese hypothetische Stammesgeschichte dient nun als Prüfstein, ob die wirklich beobachteten Keimträger von Hydranthen oder von Medusen abstammen; und da sie jene Merkmale der hypothetisch erdachten Keimträger nicht besitzen, gilt es für Weismann als völlig sicher, daß sie rückgebildete Medusen seien.

Es ist dies im wesentlichen dasselbe Schlußverfahren, das ich weiter oben kritisierte: die Entscheidung über die genetischen Beziehungen verschiedener Formen wird überhaupt nicht in deren wirklicher Entwicklungsgeschichte gesucht, sondern in den Vorstellungen des Beobachters über ungenügend erforschte und anderseits über bloß supponierte Entwicklungsverläufe. Und der Erfolg ist denn auch dieses Mal ebenso verfehlt wie in der ersten Untersuchung. Denn nachdem es sich ergeben hat, daß die besprochenen Keimträger eine Medusenglocke und eine Entodermlamelle, also überhaupt einen Medusenbau nicht besitzen (s. o.), verlieren die voranstehenden Erwägungen und Schlußfolgerungen Weismanns, die gerade auf diesem Medusenbau fußen, mit dieser ihrer unentbehrlichen Voraussetzung jede Bedeutung.

Es bliebe jetzt noch der medusoide Ursprung derjenigen Keimträger zu erörtern übrig, an denen Weismann einen Medusenbau nicht nachzuweisen vermochte. Bei *Cordylophora*, *Sertularella* und *Opercularella* läßt er die Abstammung unentschieden sein (a. a. O. S. 242, 244,

251). Die auf Köpfchen von Blastostylen knospenden Gonanthen von *Eudendrium* und *Heterocordyle* müßten dagegen medusoiden Ursprungs sein, weil nur Medusen und ihre Abkömmlinge, wie z. B. die Gonanthen von *Coryne*, an Hydranthenköpfchen knospen (a. a. O. S. 245), und zweitens, weil ein Blastostyl »nur bei Abstammung von Medusen produzierenden Arten vorkommen kann«, wie bei *Hydractinia* (S. 247). Nachdem aber der medusoide Ursprung der Gonanthen von *Coryne* und *Hydractinia* widerlegt ist (s. o.), fällt auch das Argument für denselben Ursprung von *Eudendrium* und *Heterocordyle* fort.

Für die letzten hier noch zu erwähnenden Formen, die auch nach Weismann keinen Medusenbau erkennen lassen, *Corydendrium*, *Aglaophenia*, *Antennularia* ♂, *Campanularia flexuosa* ♂, weiß Weismann zur Bestätigung des medusoiden Ursprungs ihrer Keimträger nur seine Hypothese der Keimstätte-Verschiebung anzuführen (a. a. O. S. 241, 243, 289, 291), die ja schon an andrer Stelle zu ähnlichem Zweck herangezogen war (S. 257, 258). Für *Corydendrium* ist die Sache bereits erledigt (S. 62). Die maßgebende Voraussetzung für die medusoide Abstammung seiner Gonanthen war der von jener Hypothese geforderte ectodermale Ursprung der Keimzellen; da jedoch der entodermale Ursprung wenigstens der Eizellen nach meinen Beobachtungen zweifellos feststeht, ist mit der Voraussetzung auch die Folgerung gefallen.

Anders bei *Aglaophenia*, *Antennularia* und *Campanularia flexuosa*. Der ectodermale Ursprung der Samenzellen dieser *Campanularia* ist sicher; gleiches könnte auch für *Antennularia* und *Aglaophenia* wenigstens vermutet werden, so daß anscheinend hier die ganze Hypothese der Keimstätte-Verschiebung zur Diskussion kommen müßte, um ihre Beweiskraft in der gedachten Richtung zu prüfen. Tatsächlich ist dies aber keineswegs erforderlich, da die Hypothese aus einem sehr einfachen Grunde hier von vornherein gar nicht in Betracht kommen kann. Denn da sie, wie wir sahen (S. 28, 29), davon ausgeht, daß die älteste Keimstätte der kolonialen Hydropolypen im Manubrium der Medusen mit der Reifungsstätte zusammenfiel und in allen übrigen Keimträgern sich irgendwie von der Reifungsstätte centripetal verschob, so setzt sie die Abstammung dieser Keimträger von freien Medusen bereits als sichere Tatsache voraus und kann folglich nicht zum Beweise für eben dieselbe Abstammung dienen.

Wenn daher Weismann im Anschluß an die Erörterung über die Bedeutung der Keimstätte-Verschiebung zum Schluß kommt, daß es »überhaupt keine polypoiden Gonophoren« gebe (a. a. O. S. 289), so erwidere ich zunächst, daß nach Ausweis der maßgebenden

Tatsachen, insbesondere der Entwicklungsgeschichte, die Abstammung irgendwelcher Gonanthen, Keimsäcke und Geschlechtsknospen von Medusen in keiner Weise auch nur annähernd wahrscheinlich gemacht ist.

B. Der Ursprung der Hydromedusen.

Seine Ausführungen über den medusoiden Ursprung der Keimträger schließt Weismann mit den Worten: »Wenn dies (jener Ursprung) feststeht, so können die Medusen nicht aus Gonophoren entstanden sein, und es bleibt nichts übrig als ihre Ableitung aus Hydranthen« (a. a. O. S. 257).

Diese Auffassung wurde schon von den meisten Vorgängern Weismanns (Allman, Claus, Gegenbaur, Hertwig, v. Koch, Böhm, Hamann) vertreten, und zwar bildeten stets die angeblichen »Homologien« im Bau der Medusen und der Hydranthen die Grundlage jener Ansicht. Auch Weismann erkannte diese Homologien vollständig an, wonach es »nicht mehr zweifelhaft sein« könne, daß das Manubrium der Medusen und ihr Mund dem Hypostom und dem Hydranthenmunde, der Glockenrand dem Peristomrande der Hydranthen und daher die beiderseitigen Tentakelkränze einander entsprechen. Auf Grund dieser Homologien konstruierte Weismann nach dem Vorgang von Gegenbaur und v. Koch den phyletischen Prozeß der Medusenbildung folgendermaßen (a. a. O. S. 257—263):

Gonaden tragende Hydranthenköpfchen lösten sich vom Stock ab, verkürzten ihre Längsachse, und der tentakeltragende Peristomrand verbreiterte sich allmählich und krümmte sich samt einer entsprechenden Entodermfalte, eben der Entodermlamelle, aufwärts (Glocke), während das Hypostom zum Manubrium wurde. Die Gonaden, die bereits vorher an den aboralen Pol des Hydranthenköpfchens gerückt waren, verschoben sich später — »schon dem Schwerpunkt des schwimmenden Tieres zulieb« — abwärts an das Manubrium. — Das Motiv zur Ablösung der geschlechtlich differenzierten Hydranthen erblickt Weismann in dem Überhandnehmen ihrer natürlichen Feinde an den sessilen Stöcken, denen sie sich durch die Flucht in das freie Leben zu entziehen suchten. Aber auch den freien Medusen erwuchs schließlich die gleiche Gefahr, der sie dann im Interesse ihrer Nachkommenschaft dadurch begegneten, daß sie die Geschlechtsreife beschleunigten, bis diese endlich schon vor der Ablösung der Medusen eintrat, worauf die Ablösung und

überhaupt die Medusenform überflüssig und von den sessil gewordenen Keimträgern aufgegeben wurden.

Natürlich stimmt diese Konstruktion der phyletischen Entstehung der Hydromedusen auch mit den Ansichten der früheren Forscher über die individuelle Entwicklung dieser Tiere durchaus nicht überein. Daher versuchte Weismann dies dadurch zu erklären, daß diese individuelle Entwicklung der Hydromedusen im Verlaufe ihrer Phylogenese eingreifende Abänderungen erfahren habe, die man bekanntlich kurzweg cänogenetische nennt. Das Manubrium, das als Homologon des polypoiden Hypostoms der älteste Teil der Meduse sei, entstehe trotzdem ontogenetisch später als die Glocke, weil seine Anlage während der Phylogenese der Medusen sich cänogenetisch verspätete, die Glocke dagegen immer früher auftrat. »Während sie im Beginn der Phylogenese der Medusen auch in der Ontogenese als kreisrunder Kelch im Umkreis der Basis des Manubriums mit freiem Rande emporwuchs, fand nun derselbe Prozeß gewissermaßen in umgekehrtem Sinn statt, indem die Kuppe der Knospe den Glockenrand dadurch bildete, daß sich das Ectoderm hier nach innen einstülpte«. »Bei weiterer Verkürzung der Ontogenese wurde diese Einstülpung zu einer bloßen soliden Einwucherung ohne Einstülpungspforte und damit sind wir beim heutigen Glockenkern angelangt, der seine Abstammung von einer Einstülpung des Ectoderms auch heute in einzelnen Fällen noch erkennen läßt« (a. a. O. S. 259). Der Verschluß der Einstülpung hänge aber mit der Bildung des Velum zusammen (S. 260).

Da ich die hier aufgeworfenen Fragen in den nächsten Kapiteln auf Grund meiner Beobachtungen eingehend zu erörtern beabsichtige, verzichte ich hier auf eine detaillierte Kritik jener von Weismann aufgestellten Phylogenese der Hydromedusen und der damit verknüpften Cänogenese, und halte mich nur an die Hauptsachen, die von Weismann befolgte Untersuchungsmethode und ihre allgemeinen Erfolge.

Wie man sieht, verfuhr Weismann bei seinem Vergleich von Hydranthen und Medusen gerade so wie bei den früheren, schon diskutierten Vergleichen, insbesondere demjenigen der Gonanthen von *Coryne* und der Medusen (S. 251). Über die genetischen Beziehungen jener beiden Formen, der Hydranthen und der Hydromedusen, wird die Entwicklungsgeschichte überhaupt nicht befragt, sondern als entscheidende Tatsachen gelten wieder nur die anatomischen Ähnlichkeiten, die als angebliche Homologien die direkte Entstehung der Medusen aus Hydranthen beweisen sollen, worauf die Einzelheiten

dieser Phylogenese nach freiem Ermessen festgestellt werden. Die auffälligen Abweichungen der Entwicklungsgeschichte der Hydromedusen von jener Phylogenese werden dagegen durch Cänogenien erklärt.

Diesem Verfahren liegt also derselbe Tatbestand zugrunde, den ich in meiner früheren Auseinandersetzung über genetische und anatomische Übereinstimmungen als Homoidien bezeichnete (S. 253). Die angezogenen Ähnlichkeiten von Hydranthenköpfchen und Medusen stehen eben in vollem Widerspruch zur Entwicklungsgeschichte der letzteren, der nach meinen Beobachtungen, namentlich seit der Kenntnis der Radialschläuche noch weit größer ist als Weismann annahm. Jene Ähnlichkeiten sind also weiter nichts als eine, vielleicht auffällige Homoidie. Nun ist aber noch kein einziger objektiver Grund bekannt geworden, warum eine Homoidie irgendeine Bedeutung für den genetischen Zusammenhang einzelner Teile oder ganzer Tiere haben sollte. Denn als einen solchen stichhaltigen Grund kann ich den allgemeinen Eindruck, den eine Homoidie auf den Beobachter macht — etwa daß ihre Bedeutungslosigkeit in der gedachten Richtung »unverständlich« wäre u. ä. — nicht gelten lassen, nachdem Konvergenzerscheinungen als Ähnlichkeiten von Teilen verschiedenen Ursprungs allgemein bekannt und anerkannt sind. Daher können jene angeblichen »Homologien« der Hydranthen und Medusen von vornherein über die direkte Abstammung der Hydromedusen von Hydranthen gar nichts aussagen.

Das Mittel, irgendwelche vermeintliche Widersprüche der Entwicklungsgeschichte durch Cänogenien zu erklären, ist ja nicht neu, aber stets von zweifelhaftem Wert gewesen. Sobald jedoch die Annahme einer umfassenden Cänogenie, wie im vorliegenden Fall, uns dazu dienen soll, eklatante Homoidien in wirkliche Homologien zu verwandeln, büßt sie jede Wahrscheinlichkeit ein.

Gegenüber dem eben erörterten Untersuchungsverfahren halte ich daran fest, daß die vergleichende Entwicklungsgeschichte die entscheidende Rolle in stammesgeschichtlichen Untersuchungen zu spielen hat. Und ich glaube den versprochenen Nachweis führen zu können, daß sie dieser Aufgabe vollkommen gewachsen ist. Die Ergebnisse, zu denen ich dabei komme, werden gleichzeitig die Unhaltbarkeit der bisherigen, im bewußten oder unbewußten Gegensatz zur Entwicklungsgeschichte geführten Untersuchungen offenbaren.

2. Ergebnisse der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen.

Die Mannigfaltigkeit dieser Geschlechtsindividuen ist so groß, und ihre Entwicklungsverläufe sind so verschieden, daß es notwendig erscheint, sie in kleineren Gruppen und in diesen die gemeinsamen Erscheinungen der Entwicklung zusammenzufassen, ehe man umfassendere Vergleiche anstellt. Ich fange daher mit den typischen Hydromedusen allein an.

Die Hydromedusen.

Obgleich die Verwandtschaft der Medusen der Athecata und der Thecaphora, wie sich alsbald zeigen wird, keine sehr nahe ist, stimmen sie doch in ihrer Entwicklung so weit überein, daß sie hier gemeinsam abgehandelt werden können. Von den untersuchten Formen gehören zu den Athecata *Podocoryne, Syncoryne, Bougainvillea, Dendroclava, Perigonimus, Pennaria* und *Tubularia*, zu den Thecaphora *Campanularia hincksi* und *C. calyculata, Obelia* (drei Arten) und *Clytia*. Die Medusen von *Campanularia hincksi* konnte ich leider nicht von ihren ersten Entwicklungsstufen an untersuchen, und muß diese, soweit nötig, nach Analogien mit andern Angehörigen derselben Gattung *Campanularia* ergänzen. — Es ist nicht wahrscheinlich, daß unter den übrigen, noch nicht untersuchten Hydromedusen sich wesentliche Abweichungen von dem bisher festgestellten Entwicklungsverlauf dieser Tiere finden werden.

Die Entwicklung der genannten Hydromedusen beginnt mit einer birn- oder kugelförmigen, alsbald gestielten Ausstülpung der ganzen Polypenwand, wobei es für die Deutung der Medusenbildung gleichgültig bleibt, wie der Träger dieser Knospen beschaffen ist (Hydranth, Blastostyl der Athecata — Gonanth der Thecaphora). Die Grundlagen des Medusenbaues, die sich aus dem einfachen Ectoderm und Entoderm dieser Knospen entwickeln, sind überall dieselben: das Außenectoderm, die vier Radialschläuche und der Glockenkern. Alle übrigen Medusenteile, das Manubrium, der Glockenrand mit seinen Anhängen, das Velum, die Umbrellarplatten u. a. sind sekundäre Bildungen und spielen in dem eigentlichen Aufbau der Meduse eine mehr oder weniger untergeordnete Rolle.

Das Außenectoderm verändert sich bis in die spätere Entwicklungsperiode gar nicht, gewinnt aber gerade dadurch seine Bedeutung: es bleibt während der eigentlichen Herstellung der Medusenglocke eine

allseitig geschlossene, ununterbrochene Außenschicht derselben, so daß die spätere Exumbrellarfläche mit der gesamten Oberfläche der ersten Medusenknospe identisch ist, und alle übrigen Hauptteile der Meduse sich im Innern der Knospe entwickeln.

Die vier Radialschläuche sind Auswüchse des Entodermschlauchs der Knospe, die sich unzweideutig als Fortsetzungen der Magenrinnen und Täniolen der Knospe offenbaren und daher im Umkreise der ursprünglichen Entodermkuppe innerhalb der Knospe aufwachsen. Ihre Anlagen werden eigentlich durchweg — über *Campanularia hincksi* s. o. — vor der Einsenkung des Glockenkerns sichtbar, und folglich entstehen sie ganz unabhängig von demselben. Da sie anfangs stets, und bisweilen sogar durch erhebliche Abstände voneinander getrennt sind (*Syncoryne, Bougainvillea, Tubularia, Dendroclava, Campanularia hincksi, Obelia, Clytia*), ist die niemals wirklich beobachtete und vielmehr legendäre primäre Entodermlamelle mit allen Einzelheiten ihrer weiteren Umbildung aus der Zahl der entwicklungsgeschichtlichen Grundlagen der Hydromedusen endgültig zu streichen.

Der Glockenkern endlich entsteht durch eine Abspaltung einer tieferen Schicht des ursprünglichen Ectoderms am Scheitel der Knospe, so daß das Außenectoderm niemals unterbrochen wird. Nirgends fand sich als Anlage des Glockenkerns der Medusen eine Einstülpung des ganzen ursprünglichen Ectoderms; es kann nicht einmal die flache Delle, die ich ausnahmsweise an der Medusenknospe von *Podocoryne* sah, als Überrest einer solchen Einstülpung gedacht werden, da sie sich erst zeigt, nachdem der Glockenkern sich unter ihr bereits abgespalten hat. Seine Anlage ist vielmehr eine ganz solide, sehr früh vom Außenectoderm getrennte Masse, deren Aushöhlung ebenfalls der Vorstellung widerspricht, daß der Glockenkern aus einem hohlen Gebilde (Einstülpung) hervorgegangen sein könnte; denn bei *Bougainvillea, Dendroclava* und *Clytia*, und nach v. Lendenfeld auch bei *Eucopella* (S. 195) verwandelt sich das Innere des Glockenkerns zuerst in ein lockeres Füllgewebe, das also der glattwandigen Höhlung vorausging. Ferner läßt der Glockenkern durch seine erste vierkantige oder selbst kreuzförmige und vierzipfelige Gestalt (vgl. namentlich *Obelia* und *Clytia*) deutlich erkennen, daß er, statt die Bildung des umbrellaren Entoderms hervorzurufen, wie man früher annahm, vielmehr sich dem durch die Radialschläuche und das Außenectoderm umschriebenen Raum anpaßt.

Das vom Grunde der Glockenhöhle sich erhebende Manubrium mit dem sich daran eröffnenden Munde der Meduse ist nicht nur eine relativ späte Bildung (vgl. namentlich *Dendroclava*), sondern kann auch

ganz fehlen (*Campanularia hincksi, C. calyculata, Eucopella*), ohne daß eine Andeutung dafür vorläge, daß dies durch Rückbildung geschah, und daß das Manubrium überhaupt zu den ältesten Medusenteilen gehören könne. Jedenfalls entstehen Manubrium und Mund ebenso wie die meisten Glockenteile im Innern der Knospe, also auch derjenigen Individualform der Hydropolypen, aus der die Meduse hervorging. — Die Randwülste und Tentakel gehören zu den letzten Bildungen der Medusenknospe und entstehen dicht um deren Scheitel.

Aus diesen Tatsachen läßt sich freilich der wirkliche Verlauf der Stammesentwicklung der Hydromedusen noch lange nicht ermitteln. Nach dem biogenetischen Grundgesetz zeigt uns die Entwicklungsgeschichte einer einzelnen Form, hier der sämtlichen Hydromedusen, in der Regel nicht deren wirkliche Ahnenformen, sondern nur die embryonal vereinfachten und verdeckten Abbilder derselben, gibt uns also nur einzelne mehr oder weniger allgemeine Aufschlüsse über ihren Bau, die erst mannigfach vervollständigt werden müssen, um zu einem deutlichen Gesamtbilde der gesuchten phyletischen Reihe vereinigt werden zu können. Dazu bedarf es natürlich möglichst umfassender Vergleiche mit den entsprechenden entwicklungsgeschichtlichen Befunden in andern nahestehenden Gruppen, wozu die große Zahl verschiedener nicht medusoider Keimträger ein weites Feld eröffnet. — Prüfen wir also zunächst, was die Entwicklungsgeschichte der Hydromedusen für sich allein über deren Vorfahren aussagt, was, mag es auch noch so allgemein lauten, wenigstens einen sicheren Ausgangspunkt für die folgenden Vergleiche liefert.

Wie die voranstehenden allgemeinen Ergebnisse der Entwicklungsgeschichte der Hydromedusen lehren, ging ihre Bildung von gestielten, birnförmigen und geschlossenen Knospen aus, die in ihrem indifferenten Zustande ebenso gut mit den Knospen der Hydranthen wie der nicht medusoiden Keimträger übereinstimmen. Die ganze grundlegende Medusenbildung vollzieht sich im Innern dieser Knospen, so zwar, daß die Glocke aus der Wand der Knospe hervorgeht, und Glockenkern und Radialschläuche sich als vollkommene Neubildungen darstellen. Ferner geht die erste grundlegende Formbildung der Meduse keineswegs vom Glockenkern aus (vgl. Nr. 70, S. 16), sondern von den Radialschläuchen, denen er sich einfach anpaßt.

Aus diesen Daten läßt sich aus den schon angegebenen Gründen keine einzige Vorfahrenform der Hydromedusen bestimmt konstruieren, aber doch eines ganz sicher feststellen, daß die Hauptteile dieser

Medusen nicht in dem bisher allgemein angenommenen Sinn (S. 260) direkt aus Hydranthen hervorgingen.

Das Hypostom des Hydranthen ist weiter nichts als der oberste Abschnitt der Hydranthenknospe, und der Peristomrand umkreist seine Basis; sollte also das Manubrium der Meduse ein Homologon des Hypostoms und ihre Glocke der allmählich aufgewachsene Peristomrand sein, so müßte auch die ganze Kuppe der Medusenknospe sich in das Manubrium verwandeln und die Glocke im Umkreise dieser Kuppe frei hervorwachsen. Statt dessen entsteht aber die Glocke tatsächlich in der Wand der Medusenknospe selbst, also i n dem angeblichen Homologon des Hypostoms, und das Manubrium entsteht als spätere Neubildung im Innern der Glocke, also auch im Innern dessen, was dem Manubrium im ganzen homolog sein sollte — Widersprüche, wie sie nicht krasser gedacht werden können.

Ferner widerspricht die Entstehung des Glockenkerns, des vermeintlichen Homologons des Hypostom-Ectoderms, der Vorstellung, daß das Hypostom sich allmählich in den glockenförmig aufwachsenden Peristomrand eingesenkt und gar die Glockenbildung hervorgerufen hätte. Denn die solide Glockenkernanlage zeigt keine Spur einer Einsenkung des ganzen Ectoderms, und ist an der Glockenbildung nur passiv beteiligt. — Ebensowenig ist es statthaft anzunehmen, daß das Manubrium, obgleich es in der individuellen Entwicklung der Meduse zuerst ganz fehlt und oft erst recht spät als Neubildung auftritt, dennoch der älteste Medusenteil sei; dies widerstreitet jeder entwicklungsgeschichtlichen Erfahrung (S. 252). Endlich würde das Aufwachsen des Peristomrandes nur eine Glocke mit einem zweiblättrigen Entodermkelch schaffen können, der in der Medusenknospe jedoch nie vorkommt, wogegen deren Radialschläuche als ihr eigentümliche Neubildungen im Hydranthen überhaupt keine Homologa haben.

Aus allem folgt also, daß die Ähnlichkeit von Hypostom und Manubrium, von tentakeltragendem Peristomrand und Glocke, von Hydranthen- und Medusenmund keine Homologie, sondern nur eine phylogenetisch bedeutungslose Homoidie ist.

An diesem Ergebnis wird natürlich dadurch nichts geändert, daß Medusen und Hydranthen immerhin gemeinsame Merkmale haben, namentlich die erste Form der birnförmigen Knospen und die Täniolen und Magenrinnen, von denen ja die medusoiden Radialschläuche ausgehen. Denn diese unzweifelhaft homologen Erscheinungen besagen doch nichts weiter, als daß die Medusen ebenso wie alle andern Geschlechts-

individuen der Hydropolypen in letzter Linie von deren ältesten Individualformen, den Polypen oder Hydranthen abstammen, was ja gar nicht in Frage gestellt, sondern vielmehr der natürliche erste Ausgangspunkt unsrer ganzen Untersuchung ist. Im übrigen richtet sich aber diese darauf, vermittels der Entwicklungsgeschichte die Zwischenstufen zwischen Meduse und Hydranthen zu veranschaulichen. An den Medusen allein ließ sich zunächst nur feststellen, daß die Grundlagen ihres Baues, die Radialschläuche und der Glockenkern in ihren besonderen Lagebeziehungen den Hydranthen fremde Neubildungen sind, und daß sie sich innerhalb geschlossener, birnförmiger Keimträger entwickelt haben müssen. Durch Vergleichung mit der Entwicklungsgeschichte der andern Geschlechtsindividuen gilt es nun zu eruieren, auf welchem Wege jene beiden Embryonalanlagen und ihre Lagebeziehungen entstanden.

Die sessilen Keimträger der Thecaphora.

Ich beginne mit den Thecaphora, weil deren sessile Keimträger mir am vollständigsten bekannt geworden sind, und unterwerfe einer vergleichenden Betrachtung zuerst die Entstehung der ganzen Keimträger.

Soweit bekannt entstehen alle Keimträger der Thecaphora, einschließlich der Medusen, in den sogenannten Gonangien, und innerhalb der Gonotheca befindet sich anfangs überall das gleiche Individuum, der Gonanth (früher »Blastostyl« genannt, vgl. S. 114) mit einer Deckenplatte, einem durch eine Einschnürung (Hals) davon abgesetzten Stamm und einem Stiel, die sich überall in gleicher Weise differenzieren, so daß an einer ursprünglichen Übereinstimmung aller Gonangien nicht zu zweifeln ist. Ihre spätere Verschiedenheit beginnt dann mit der Entwicklung der eigentlichen Keimträger[1], die, wie aus dem beschreibenden Teil dieser Untersuchungen zu entnehmen ist, in die folgenden Gruppen verteilt werden können.

1) Der Stamm des Gonanthen verwandelt sich in einen Keimsack, der sich jedoch von dem übrigen Gonanthen nicht trennt, sondern ein integrierender Teil desselben und zwar sein Hauptteil bleibt. Der Gonanth wird also selbst zum Keimträger (*Diphasia p. p.*, *Plumularia setacea*).

2) Der Keimsack entsteht noch im Gonanthen und bleibt innerhalb

[1] Die accessorische Bildung des Mantels, der kein integrierender Teil des Keimträgers ist, bleibt hier vorläufig unberücksichtigt.

des Ectoderms des Gonanthen liegen, während sein Entodermschlauch sich abzuschnüren beginnt — innerer Keimsack des Gonanthen (*Diphasia, Aglaophenia, Antennularia*).

3) Der Keimsack differenziert sich noch im Gonanthen, schnürt sich aber darauf vollständig von dem letzteren ab, und wird als Keimträger zu einem gestielten Anhang des Gonanthen (*Sertularia, Plumularia echinulata, P. frutescens*).

4) Die Abschnürung des Keimsacks beginnt noch vor seiner Differenzierung, also nach Art einer Knospung, die zuletzt ganz ebenso wie bei typischen Medusenknospen erfolgt. Der Keimträger ist also dann eine Knospe des Gonanthen (*Halecium, Gonothyraea, Campanularia*).

Diese entwicklungsgeschichtlich begründete Reihenfolge der Keimträger kann keine regressive sein in dem Sinne, daß die Gonanthenknospen der vierten Gruppe sich allmählich in die im Gonanthen selbst liegenden Keimsäcke der ersten Gruppe verwandelt hätten. Dagegen spricht zuerst der Umstand, daß die Keimträger jener Reihe nirgends eine Rückbildung erkennen lassen. Dies wurde schon an den meisten der fraglichen Arten begründet (S. 125, 132, 156, 209, 228) und kann jetzt auch ganz allgemein bestätigt werden.

Damit die früh auftretende Knospe einer Campanularide sich in den sehr spät abgeschnürten Keimsack einer *Sertularia* verwandelte, müßte vor allem ihr Hervorwachsen sich außerordentlich verspäten; dies widerspräche jedoch jeder entwicklungsgeschichtlichen Erfahrung, wonach jede Anlage in einem progressiven oder regressiven Entwicklungsverlauf unter Umständen immer früher auftreten kann, aber sich niemals wirklich und gar in hohem Maße verspätet. Daß die Knospen an den Gonanthen früher auftreten als die Abschnürung der eigentlichen Keimsäcke auch nur beginnt, bedeutet also vielmehr einen Fortschritt von den letzteren zu den Knospen. Auch kennen wir ein sehr treffendes Beispiel einer wirklichen Rückbildung von gestielten Keimträgern bei *Sertularella* (S. 136, 143). Da geht der Keimsack vollständig zugrunde und die Keimsackbildung im Gonanthen erscheint nicht als eine Fortsetzung des ersteren, sondern als eine Neubildung und ein Ersatz desselben. Solche Rückbildungserscheinungen fehlen aber unter den oben aufgezählten Thecaphora vollständig.

Am sichersten wird aber die fragliche Verwandlung der Knospen in Keimsäcke dadurch widerlegt, daß der polypoide Ursprung der letzteren sich positiv nachweisen läßt. Die Keimsäcke der Sertulariden und Plumulariden entstehen, wie wir sahen, ungleich den Knospen

der übrigen Thecaphora, als Teilungsprodukte des Gonanthen, so zwar, daß der Keimsack vor seiner Abschnürung, mit allen seinen Hauptteilen fertig gebildet, einen integrierenden Abschnitt des Gonanthen darstellt, und durch seine Abschnürung nur wiederholt, was sich schon an den Hydranthen derselben Hydropolypen bei der Herstellung ihres halbabgeschnürten Bruchsacks abspielte (S. 125). Gerade so wie die Täniolenbildung der Hydranthen sich auf die Gonanthen, Keimsäcke und Knospen übertrug (S. 108, 187, 193), so vererbten auch die Hydranthen der Sertulariden und Plumulariden ihre Bruchsackbildung auf die Gonanthen, deren Hauptabschnitt sich allmählich abschnürte. War der Bruchsack nur ein unselbständiges Anhangsgebilde des Hydranthen, so war auch der halbabgeschnürte Keimsack bloß ein polypoides Organ, das diese Bedeutung auch durch eine vollständige Stielbildung nicht einbüßte (S. 125, 148).

Anderseits führt die unvollständige Abschnürung des Bruchsacks von *Aglaophenia, Antennularia, Diphasia* zu den völlig intakt bleibenden Gonanthen von einigen Diphasien und der ganzen Art *Plumularia setacea*, wodurch die progressive Reihe der Gruppen 1—3 sichergestellt ist.

Bei *Halecium* und *Campanularia verticillata* sehen wir alsdann den Übergang jener polypoiden Anhangsgebilde der Gonanthen der Sertulariden und Plumulariden in Knospen eingeleitet und bei den übrigen Campanulariden vollends durchgeführt. Je früher die Abschnürung beginnt, desto weniger erscheint der abgeschnürte Teil im Gonanthen vorgebildet, bis er zuletzt genau so wie eine jede andre Knospe entsteht, als indifferenter und sich erst allmählich differenzierender Auswuchs des Trägers. Ist aber einmal der Übergang der polypoiden Keimsäcke in die Knospen der Campanulariden dargelegt, so kann ein Zweifel darüber nicht mehr obwalten, daß diese letzteren Knospen sämtlich, auch wenn sie sich zu wirklichen Medusen entwickeln, Folgezustände der Keimsäcke der Sertulariden und Plumulariden sind.

So beweist also die Entwicklungsgeschichte der Gonangien und Hydranthen der Thecaphora, daß die in den Gruppen 1—4 enthaltene Reihenfolge der sessilen Keimträger der Thecaphora eine progressive ist, und daß sie von einfachen polypoiden Gonanthen ausgehend kontinuierlich bis zu den Medusenknospen der Campanularien (*C. hincksi, C. calyculata*) führt.

Tatsächlich sind also die sessilen Keimträger (Gonophoren aut.) der Thecaphora nicht medusoiden Ursprungs, sondern es stammen umgekehrt die Medusenknospen der Thecaphora von rein polypoiden Gonanthen ab.

Trotz der geschilderten Kontinuität findet jedoch in der ganzen Reihe ein zweifacher merkwürdiger Wechsel in der Individualität der Keimträger statt. In der Gruppe 1 ist der polypoide Gonanth selbst der Keimträger, in den Gruppen 2—4 jedoch ein vom Gonanthen getrenntes Produkt desselben, und ferner ist das letztere zuerst ein Teilungsprodukt (Gruppe 2, 3), das sich weiterhin in eine Knospe verwandelt (Gruppe 4). Diese letztere Metamorphose mag in der Tierwelt überhaupt nicht selten vorgekommen sein; doch ist mir kein eben so bestimmtes Beispiel des Ursprungs einer Knospung aus einem Teilungsvorgange bekannt wie das obige[1]. Noch auffallender ist, daß in der zweifellos zusammenhängenden Reihe der Gonangien zwei nicht direkt homologe Arten von Keimträgern vorkommen, die polypoiden ungeteilten Gonanthen selbst und deren Anhangsgebilde, — eine Tatsache, die uns später noch beschäftigen wird.

Die vorhin nach den Stufen 1—4 festgestellte phyletische Entwicklungsreihe der Keimträger der Thecaphora bedeutet aber keineswegs eine einfache, geradlinige Aufeinanderfolge der aufgezählten Formen, sondern nur den allgemeinen Fortschritt der Organisation von den indifferentesten Keimsäcken (*Plumularia setacea*) zu durchaus medusoiden Bildungen (*Campanularia hincksi, C. calyculata*). Denn es liegt z. B. auf der Hand, daß dieser Fortschritt zunächst in den beiden Familien der Sertulariden und Plumulariden in getrennten Parallelreihen vor sich ging, und daß, wenn in einer dieser Reihen Arten einer Gattung durch andre Gattungen getrennt erscheinen (1. *Plumularia setacea* — 2. *Aglaophenia, Antennularia* — 3. *Plumularia echinulata*), dies so zu erklären ist, daß einzelne Glieder einer kontinuierlichen Metamorphosen-Reihe uns gegenwärtig fehlen, und dafür die dort vermißten Zwischenformen nur in divergierenden Seitenzweigen erhalten sind.

Wie nun die festgestellte Progression in den einzelnen Körperteilen verlief, soll nun durch die Untersuchung derselben in den verschiedenen Keimträgern eruiert werden.

1) Ich beginne mit *Campanularia calyculata*, weil ihre Medusen (*Agastra*) sich unmittelbar an andre echte Medusen, vor allem natürlich der Thecaphora, *Obelia* und *Clytia*, anschließen (S. 199). Die besonders nahe Verwandtschaft gerade dieser Medusen ergibt sich schon aus ihrer Zugehörigkeit zur selben Familie der Campanulariдae und aus ihrer gleichen Entwicklung an den Gonanthen von Gonangien, innerhalb

[1] Ich will nur kurz darauf hinweisen, daß die Hydranthenknospen an den Spitzen der Stämme und Zweige mancher Sertulariden und Plumulariden sich ebenfalls als Teilungsprodukte jener Spitzen darstellen.

der den Thecaphora eigentümlichen Mantelhüllen u. a. Anderseits ist es gar nicht zu verkennen, daß *Agastra* immerhin eine ältere Form ist als die Medusen von *Obelia* und *Clytia* und gewissermaßen eine Vorstufe zu denselben darstellt.

Die typische Vierzahl der Radialschläuche ist bei *Campanularia calyculata* noch nicht vollkommen fixiert, da in der ersten Anlage nur drei Schläuche aus dem Magen hervortreten, und erst durch die höher hinauf erfolgende Spaltung eines derselben die Vierzahl erreicht wird (S. 199). Erinnert man sich ferner, daß dasselbe in den unvollkommenen Medusenknospen von *Campanularia hincksi* stattfindet, und daß die nicht medusoiden, also noch älteren Knospen von *Campanularia verticillata* in der Regel nur drei, diejenigen von *Gonothyraea*, *Campanularia flexuosa* und *Halecium* nur zwei bis drei den Radialschläuchen homologe Entodermröhren besitzen (S. 176, 180, 190, 209, 215), so folgt daraus, daß die Zunahme der Zahl der Radialschläuche einen phyletischen Fortschritt bedeutet, und folglich die noch nicht fixierte Vierzahl bei *Campanularia calyculata* eine Vorstufe zu der ganz regelmäßigen Vierzahl bei *Obelia* darstellt. Die bei *Clytia* ausnahmsweise beobachtete Dreizahl (S. 246) wird also als eine Art von Rückschlag aufzufassen sein.

Endlich sind der vollständige Mangel eines Manubrium in den Medusen von *Campanularia calyculata* und ihr häufiges Sessilbleiben (S. 201) ebenfalls Erscheinungen, die sie von der älteren *Campanularia hincksi* oder ähnlichen Formen erbten, sowie auch nach der Entwicklungsgeschichte der vollkommenen Medusen das Manubrium und die Ablösung vom Stock nur ein sekundärer Erwerb sein können. — Nach allem kann man also behaupten, daß die Medusen von *Campanularia calyculata* und wohl auch diejenigen von *Eucopella* die nächste Vorstufe der *Obelia*-Medusen recht genau wiedergeben.

2) Die medusoiden Knospen von *Campanularia hincksi* sind in ihren Grundlagen, nämlich der Umbrella mit den Radialschläuchen und der vom Glockenkern gebildeten Glockenhöhle, den Medusenknospen von *Campanularia calyculata* wesentlich gleich, treten aber im übrigen doch eine Stufe zurück. Denn ihnen fehlt außer dem Manubrium noch die sekundäre Bildung der Umbrellarplatten, des Velum, der Tentakel, wozu noch die dauernde Seßhaftigkeit kommt. Immerhin schließen sie sich ebenso an *Campanularia calyculata* an, wie diese an *Obelia* und *Clytia*.

3) An *Campanularia hincksi* reiht sich ferner *Campanularia verticillata* an, obgleich ihre Knospen nicht mehr einfach medusoid genannt

werden können. Allerdings schaffen ihre drei bis vier peripher gestellten Entodermröhren einen Centralraum, in den ähnlich wie bei *Campanularia hincksi* eine die Keimzellen einschließende Ectodermmasse einwandert und in den weiblichen Knospen sich sogar aushöhlt; dagegen fehlt eine Trennung dieser Masse in ein Innen- und ein Außenectoderm, und dadurch die Möglichkeit, vollkommene Homologa eines Glockenkerns und eines Exumbrellarepithels festzustellen. In welcher Weise die Geschlechtsknospen von *Campanularia verticillata* trotzdem die übrigen Keimträger der Thecaphora, denen jede Medusenähnlichkeit abgesprochen werden muß, mit den unzweifelhaft medusoiden Knospen verbinden, wird sich aus der folgenden Untersuchung jener Keimträger ergeben.

4) Die Keimträger von *Campanularia flexuosa, Gonothyraea, Halecium* müssen deshalb mit den Keimsäcken der Sertulariden und Plumulariden zusammen abgehandelt werden, weil sie keine geradlinige Entwicklungsreihe bilden, wie die drei besprochenen *Campanularia*-Arten nebst *Obelia* und *Clytia*. Die phyletische Progression der Entwicklung verlief an ihren Hauptbestandteilen nicht parallel, sondern divergierte vielmehr an verschiedenen Punkten des phyletischen Verlaufs in verschiedenen Richtungen, so daß nichts übrig bleibt, als den Entwicklungsfortschritt an jenen Hauptbestandteilen, dem Ectoderm und dem Entoderm einzeln aufzusuchen und erst daraus die geradlinige Stammesgeschichte der Medusen zu rekonstruieren.

Von der Ausbildung des Entodermschlauchs der bezeichneten Thecaphora ist nicht mehr viel zu sagen. Bei den Sertulariden und Plumulariden behält er, abgesehen von den häufigen unregelmäßigen Einbuchtungen durch die Eizellen, seine einheitliche sackförmige Gestalt bei; nur bei *Plumularia echinulata* zeigen sich die ersten Spuren einer wirklichen Verzweigung, die erst bei *Halecium, Campanularia flexuosa* und *Gonothyraea* zur Bildung kürzerer oder längerer Röhren führt, aber noch nicht ganz beständig ist. Die zunehmende Fixierung der Zahl und Stellung dieser Röhren in der Reihe der jüngeren Campanularien, *Obelia* und *Clytia* wurde schon erwähnt. — Die wesentlichsten Momente in dieser Ausgestaltung des Entodermschlauchs sind nun die folgenden.

Seine Verzweigung ist schließlich immer auf die Täniolen und daher selbst in den ersten unregelmäßigen und unbeständigen Stadien auf eine selbständige Formbildung des Entoderms zurückzuführen (S. 176, 181, 187, 207, 215). Daher bestimmen die peripher aufwachsenden Entodermröhren, sobald sie die Zahl von drei bis vier erreicht haben, den für die Entwicklung eines Glockenkerns nötigen Binnenraum und

damit die formale Grundlage des Medusenbaues, und nicht der Glockenkern, dem man diese Rolle bisher zuschrieb (S. 265). Nur hängt dies zugleich davon ab, daß die Entodermröhren nicht so spät erscheinen wie in allen hier in Frage stehenden Thecaphora, nämlich nachdem das Innenectoderm bereits eine von einem Glockenkern ganz abweichende Lage außerhalb des Entoderms eingenommen hat, so daß z. B. die drei Entodermröhren von *Gonothyraea* innerhalb des sie kappenförmig überziehenden Innenectoderms (Glockenkern aut.) eher an einen »verzweigten Spadix« als an die Radialschläuche erinnern, deren Homologa sie doch sind (S. 215, 216). Indem sie aber in den jüngeren Knospenformen (*Campanularia verticillata* usw.) der schon erörterten Entwicklungsregel folgend, merklich früher erscheinen und dadurch dem noch nicht festgelegten Innenectoderm nebst den Keimzellen eine Einwanderung zwischen sie gestatten, werden die richtigen, medusoiden Lagebeziehungen der Radialschläuche gewonnen.

Nach der Entodermbildung der hier besprochenen Keimsäcke und Geschlechtsknospen würde sich also die folgende Reihe ergeben: 1) Sertulariden und Plumulariden; 2) *Plumularia echinulata;* 3) *Halecium, Campanularia flexuosa, Gonothyraea,* woran sich die schon festgelegte Reihe der übrigen Campanulariden anschließt.

Ganz anders verhält sich der ectodermale Teil derselben Keimsäcke und Knospen, das Innenectoderm. Unzweifelhaft hat der Umstand, daß es sowohl bei den Athecata (*Hydractinia, Clava*) wie bei den Thecaphora (*Sertularia, Gonothyraea*) eine ähnliche apicale und linsenförmige Anlage zeigt wie bei den bekanntesten Medusen der Athecata, zu der Vorstellung geführt, daß darin schon eine wesentliche Übereinstimmung mit einem Glockenkern zu erblicken sei. Dies ist aber bei den Thecaphora schon deshalb nicht zutreffend, weil jene Linsenform dort gerade bei den vollkommenen Medusen (*Obelia, Clytia*) nicht vorkommt (S. 232, 246), sondern nur bei den beiden genannten nicht medusoiden Keimträgern, und bei *Gonothyraea* sogar merkwürdigerweise nur bei den weiblichen Knospen (S. 216, 224). Daher kommt es bei der Untersuchung, welche Bedeutung das Innenectoderm für die Medusenbildung hat, weniger auf die Art seines ectodermalen Ursprungs und seine allgemeine Homologie mit einem Glockenkern an als darauf, wie und unter welchen Bedingungen es zu einer wirklichen Glockenkernbildung hinüberführt, die, wie wir wissen, unter den Thecaphora erst bei *Campanularia hincksi* auftritt. — Auch darauf gibt uns die vergleichende Entwicklungsgeschichte Aufschluß.

Am einfachsten läßt sich die Entstehung des Innenectoderms bei

den ältesten Keimträgern der Thecaphora, den Gonanthen von *Plumularia setacea* verstehen (S. 151). Nachdem die Eizellen aus dem Entoderm hervorgetreten sind und sich in die Basalschicht des Ectoderms eingelagert haben, trennt sich diese letztere als Innenectoderm von dem übrigen oder Außenectoderm ab. Es kann also in diesem Fall von einer selbständigen Anlage des Innenectoderms gar nicht gesprochen werden, sondern es handelt sich lediglich um ein in seinem ganzen Umfange schon vorher bestandenes Gewebe, dessen Abspaltung durch die von außen eindringenden Keimzellen veranlaßt wird. — Wesentlich ebenso erfolgt die Bildung des Innenectoderms bei *Aglaophenia* (vgl. namentlich *Aglaophenia pluma* ♂), *Antennularia* und *Campanularia flexuosa* ♀ (S. 165, 168, 207). Das einfachste und ursprünglichste Innenectoderm wird also zuerst durch die ins Ectoderm eindringenden Keimzellen aus dem letzteren herausgelöst, gerade so wie das analoge Parentoderm von *Sertularella* ♀ durch die Keimbildung hervorgerufen wird (S. 141).

Bei *Plumularia echinulata* und *Diphasia* vollzieht sich aber die Sonderung des Innenectoderms, ohne daß die angrenzenden Eizellen in der vorhin angegebenen Weise den unmittelbaren Anstoß dazu geben. Der frühere Causalzusammenhang zwischen beiden Vorgängen, dem Eintritt der Keimzellen ins Ectoderm und der Sonderung des Innenectoderms, hat sich also in diesen beiden Fällen in der Richtung verschoben, daß die Entstehung des Innenectoderms selbständiger erscheint. Dies steigert sich bei *Sertularia*, deren Innenectoderm trotz der Keimzellen im ganzen Keimsack nur an einer beschränkten Stelle entspringt, und noch deutlicher bei *Gonothyraea*, wo es sich auch in völlig sterilen Knospen, also ebenso wie in allen freien Hydromedusen, völlig unabhängig von den Keimzellen entwickelt. Daraus folgt, daß die Entstehung des Innenectoderms der Thecaphora erst im weiteren Verlauf ihrer Phylogenese eine ganz selbständige wurde (vgl. S. 144).

Bei *Halecium*, *Campanularia flexuosa* ♂ und *C. verticillata* sondert sich nun überhaupt kein Innenectoderm ab und wird durch das ganze ungeteilte Ectoderm vertreten, obgleich diese drei Arten und namentlich *Campanularia verticillata* in mehreren Beziehungen (Knospenbildung, Entodermröhren) den medusenbildenden Campanulariden unzweifelhaft näher stehen als die ein Innenectoderm besitzenden Sertulariden und Plumulariden[1]. Diese eigentümliche Erscheinung gleich

[1] Immerhin sei dazu bemerkt, daß die Entstehung der Samenzellen im Ectoderm (*C. flexuosa*) oder ihre Einwanderung in dasselbe (*Halecium*, *C. verticillata*)

durch eine Rückbildung oder wenigstens eine Hemmungsbildung erklären zu wollen, liegt aber um so weniger eine Veranlassung vor, als das Innenectoderm noch in andrer Beziehung einen ganz unregelmäßigen Wechsel seiner Bildung offenbart, nämlich in seiner Aushöhlung.

Schon bei *Sertularia* zeigt sich das Innenectoderm in zwei Schichten gespalten, freilich nicht ganz vollständig und nur für eine kurze Zeit. Dagegen entsteht bei *Gonothyraea* innerhalb des apical entspringenden Innenectoderms ein weiter und dauernder Raum, der aber nur mit derselben Einschränkung mit einer Glockenhöhle verglichen werden kann wie das Innenectoderm mit einem Glockenkern (S. 218, 227). Für eine wirkliche Homologie beider Höhlungen fehlen ebenso wie an der sie einschließenden Ectodermmasse die identischen Lagebeziehungen: eine Höhle, die außerhalb der, den Radialschläuchen homologen Entodermröhren liegt, ist ebensowenig eine Glockenhöhle wie das gleichgelagerte Innenectoderm ein Glockenkern. Ja, noch mehr. An derselben Stelle, wo bei *Campanularia hincksi* eine richtige Glockenhöhle entsteht, bildet sich auch bei *Campanularia verticillata* innerhalb der Entodermröhren (Radialschläuche) ein Raum, der aber trotzdem nicht als wirkliche Glockenhöhle bezeichnet werden kann, weil seine Wand eben kein Innenectoderm ist. Diese Aushöhlung, die schließlich doch zur Ausbildung einer Glockenhöhle hinüberführt, ist also von der Sonderung eines Innenectoderms unabhängig; und zur Bestätigung dessen dient die Beobachtung, daß die Aushöhlung nicht etwa central, sondern bei *Campanularia hincksi* ebenso wie bei *Campanularia verticillata* in den vier Interradien beginnt, und gewissermaßen durch eine Trennung der vier radialen Gonaden, folglich durch diese veranlaßt wird[1].

Die Bildung der künftigen Glockenhöhle ist anfangs ebenso wie die Sonderung des Innenectoderms durch die Keimzellen oder Gonaden veranlaßt und erscheint erst auf späteren phyletischen Stufen selbständig.

Das letzte hier zu erwähnende Moment, das bei der Verwandlung des Innenectoderms in den Glockenkern vollkommener Medusen eine Hauptrolle spielt, ist die bereits sattsam hervorgehobene grundsätzliche Abhängigkeit seiner Formbildung vom Entodermschlauch (S. 96, 193, 234).

---

ein das Spermarium durchsetzendes Füllgewebe hervorruft und so die Sonderung eines Innenectoderms wenigstens vorbereitet.

[1] Die Reste einer solchen nicht ganz regelmäßigen Dehiscenz sehe ich eben in dem Füllgewebe, das die Glockenhöhle so mancher Medusen anfangs durchzieht (S. 39, 44, 202, 247).

Solange dieser ungeteilt bleibt, ist das Innenectoderm — wenn man vorläufig von den Keimzellen absieht — eine kappen- oder sackförmige Außenhülle des Schlauchs; erst nach dem Erscheinen von drei bis vier Entodermröhren (Radialschläuche) vermag das interradial zwischen sie einwandernde Innenectoderm die Lagebeziehungen eines Glockenkerns zu erlangen, und zwar nur unter der Bedingung, daß die Entwicklung jener Röhren frühzeitig beginnt, bevor das Innenectoderm zu einer Außenhülle geworden ist. Diese Abhängigkeit des Glockenkerns von den Radialschläuchen zeigt sich noch bei den Medusen, nicht bloß von *Campanularia hincksi* und *C. calyculata*, sondern auch von *Obelia* und *Clytia*, in der kappenförmigen Anlage des Glockenkerns mit den vier interradialen Kanten und Zipfeln, die mit dem vielberufenen »Entodermkelch« der Medusenknospen ganz unvereinbar ist.

Das Innenectoderm ist ursprünglich durchweg eine kappenförmige Außenhülle des Entodermschlauchs und geht erst nach der Entstehung von drei bis vier Radialschläuchen und in vollkommener Anpassung an sie in den centralen Glockenhöhlensack über.

Die voranstehenden Vergleiche beweisen, daß die Entwicklung des Innenectoderms in den Einzelheiten seiner Bildung (Sonderung überhaupt, Aushöhlung, Anpassung an das Entoderm) so divergiert, daß die Einzelreihen nicht im geringsten korrespondieren. Diese Divergenz oder Variabilität kann aber nicht wundernehmen, wenn man weiß, daß das Innenectoderm nicht, wie man bisher annahm, schlechtweg eine selbständige Bildung gleich einem vollkommenen Glockenkern, sondern ein in Entwicklung befindlicher und von vielen Formbedingungen abhängiger Teil ist. Wie bezüglich der ganzen Keimträger handelt es sich also auch beim Innenectoderm darum, den allgemeinen Gang und die Hauptmomente seiner Entwicklung bis zum Übergang in einen Glockenkern zu veranschaulichen, ohne Rücksicht darauf, daß die Einzelerscheinungen dieser Entwicklung jenem allgemeinen Gang einmal vorauseilen, ein andermal dagegen zurückbleiben.

Jene Hauptmomente sind erstens die Abhängigkeit seines Ursprungs und seiner Aushöhlung von den Gonaden und zweitens die Abhängigkeit seiner definitiven Formbildung oder seiner mit einem Glockenkern übereinstimmenden Lagebeziehungen von den Radialschläuchen. Diese für den Medusenbau maßgebenden Lagebeziehungen wurden erst bei *Campanularia verticillata* gewonnen, an die sich gleich die medusenbildenden Campanularien anschließen. Freilich besitzt *Campanularia verticillata*

kein wirkliches Innenectoderm, aber doch eine durch die Keimzellen und Gonaden veranlaßte Vorbereitung gewisser Ectodermteile zur Herstellung eines centralen und hohlen Glockenkerns, so daß es zur Vollendung des Medusenbaues nur noch der Abspaltung jener Teile von einem Außenectoderm bedarf. Das Auftreten einer Zweischichtung und Aushöhlung in einem kappenförmigen Innenectoderm (*Sertularia*, *Gonothyraea*) hat für die Glockenkernbildung gar keine Bedeutung, da es außerhalb des geraden Fortschritts vom Innenectoderm zum Glockenkern fällt. Deshalb bringt eine solche Kombination bei *Gonothyraea* eben nur eine aberrante Form, eine »Pseudomeduse« zustande (S. 229). Alles, was dem Innenectoderm für die Herstellung eines Glockenkerns Bedeutung verleiht, ist erst in den Knospen von *Campanularia verticillata* erreicht, oder wenigstens angelegt, und das kappenförmige Innenectoderm aller übrigen Thecaphora — Sertularidae, Plumularidae, *Halecium*, *Gonothyraea*, *Campanularia flexuosa* — stellt bestenfalls nur ein Material für die Glockenkern-Bildung dar.

Ähnlich liegen die Verhältnisse in der Entwicklung der formbestimmenden Radialschläuche und der ganzen Keimträger. Bei allen Thecaphora bis zur *Campanularia verticillata* zeigen sich nur die mehr oder weniger unvollkommenen Vorstufen zu jenen Radialschläuchen; und wenn die Knospenbildung bei *Campanularia flexuosa* und *Gonothyraea* vielleicht etwas vollkommener erscheint als bei *Halecium* und *Campanularia verticillata*, so werden diese Knospen dadurch echten Medusenknospen doch nicht näher gerückt als diejenigen von *Campanularia verticillata*. Es wiederholt sich auch in diesen Beziehungen die erwähnte Divergenz.

Fassen wir alles zusammen. Bei den Thecaphora gibt es keinen gleichmäßigen Fortschritt der Entwicklung von den ersten Geschlechtsindividuen bis zu wirklichen Medusen. In der großen Mehrzahl (S. 273) giebt es nur Keimträger von nicht medusoidem Bau, die auch mit der Medusenbildung nicht durchweg in direktem Zusammenhange stehen. Das Hauptinteresse an diesen Keimträgern besteht darin, daß als solche anfangs die einfachen Gonanthen auftreten, dann die von ihnen abgeschnürten polypoiden Keimsäcke, endlich die daraus hervorgehenden Knospen. Das in diesen Keimträgern enthaltene Material zur Medusenbildung entwickelt sich in divergenten Richtungen und führt erst innerhalb der Gattung *Campanularia* zur wirklichen Medusenbildung. Radialschläuche und Glockenkern sind dabei von recht ungleicher Bedeutung; jene bestimmen die Grundform

der Meduse und sind somit die eigentlichen Medusenbildner, während der passiv in sie verlagerte Glockenkern zunächst nur eine durch die Gonaden gesonderte und später ebenfalls durch sie gevierteilte Gewebsschicht ist, was dann zur Glockenhöhle führt.

Die sessilen Keimträger der Athecata.

Unter den mir bekannt gewordenen sessilen Keimträgern der Athecata ist die Mannigfaltigkeit der Formen und Abstufungen leider eine viel geringere als bei den Thecaphora, so daß in manchen Fällen nichts übrig bleibt, als die Lücken durch Analogieschlüsse auszufüllen.

Alle sessilen Keimträger der Athecata sind im Gegensatz zu denen der Thecaphora ganze, ungeteilte Gonanthen, die naturgemäß in drei Kategorien zerfallen: 1) solche Gonanthen, die nur aus den zwei Epithelien des Ectoderms und des Entoderms bestehen (*Corydendrium*, *Eudendrium*, *Dicoryne*), 2) die nicht medusoiden, aber mit einem Parectoderm oder Parentoderm versehenen Gonanthen (*Hydractinia*, *Clava*, *Coryne*), 3) die medusoiden Gonanthen von *Cordylophora*. — Auch diese Reihe ist wie bei den Keimträgern der Thecaphora eine progressive, von den einfachsten Formen (1) bis zu den Medusen hinauf. Denn abgesehen davon, daß die überwiegende Mehrzahl dieser Gonanthen keine Spuren eines Medusenbaues aufweist (S. 62, 68, 77, 89, 95), konnte gerade für die indifferentesten von ihnen, nämlich diejenigen von *Corydendrium*, die Abstammung von Hydranthen direkt veranschaulicht (S. 62), und für die einzige medusenähnliche Form (*Cordylophora*) die Abstammung von Medusen widerlegt werden (S. 111).

Zu der dritten Kategorie gehören, soweit bisher bekannt, nur die Gonanthen von *Cordylophora lacustris*[1]. Sie entsprechen nach meinen Beobachtungen (S. 109) wesentlich den männlichen Geschlechtsknospen von *Campanularia verticillata*, jedoch mit dem Entwicklungsfortschritt, daß die Außenschicht des Ectoderms sich als Außenectoderm von dem Innenectoderm trennt. Der weibliche Gonanth umfaßt innerhalb des Außenectoderms vier bis fünf aus dem Basalkelch (Magen) aufsteigende, den Radialschläuchen der Medusen homologe Entodermröhren — jene Zahl wird von den männlichen Gonanthen meist nicht erreicht —, und ein die Keimzellen umhüllendes, füllgewebiges Innenectoderm, das den Binnenraum zwischen den Röhren ausfüllt und das Außenectoderm nur

[1] *Garveia nutans* hat vielleicht auch medusoide Gonanthen, doch sind die Angaben Allmans über ihren Bau (Nr. 3, S. 44, 294) ungenügend und ihre Entwicklung ganz unbekannt, so daß sich ein sicheres Urteil über sie nicht gewinnen läßt.

interradial berührt, also durchaus die Lagebeziehungen eines Glockenkerns aufweist. Allerdings fehlt noch eine Aushöhlung dieses Innenectoderms ebenso wie in den männlichen Knospen von *Campanularia verticillata*; da jedoch die weiblichen Knospen derselben *Campanularia* sich, wenngleich in unvollkommener Weise aushöhlen, so ergibt sich daraus, wie leicht sich dieser Fortschritt in ähnlichen Gonanthen wie diejenigen von *Cordylophora* vollziehen und dadurch einen vollständigen Glockenkern oder was dasselbe ist, den Übergang zu athecaten Hydromedusen herstellen konnte.

Freilich galt der Glockenkern dieser Medusen bisher für eine Bildung, die vom Scheitel der jungen Knospe etwa halbkugelig in den »Entodermkelch« einwächst, während das Innenectoderm von *Cordylophora* von allen Seiten interradial ins Innere eindringt. Nachdem ich aber gezeigt habe, daß in den Medusenknospen jener Becher gar nicht existiert und an seiner Stelle vielmehr getrennte Radialschläuche aufwachsen, die anfangs recht oft so weit auseinanderstehen, daß der Glockenkern das Außenectoderm mit seinen interradialen Kanten ebenso erreicht wie das Innenectoderm von *Cordylophora* (vgl. *Syncoryne*, *Bougainvillea*, *Tubularia*, *Dendroclava*), so ist der Unterschied zwischen den letzteren und dem Glockenkern der Medusenknospen nur noch ein untergeordneter. Indem die Schläuche phylogenetisch immer dichter zusammenrückten, drängten sie den Glockenkern an den Seiten der Glocke allmählich vollständig von dem Außenectoderm ab und beschränkten deren Zusammenhang auf den Scheitel.

Ferner gibt uns *Cordylophora* sehr deutliche Aufschlüsse über den Ursprung des Innenectoderms, das wie wir eben sahen, der unmittelbare Vorläufer des medusoiden Glockenkerns ist. Erstens entsteht es in den weiblichen Gonanthen oft in unmittelbarem Anschluß an die Eizellen (S. 99); und in den männlichen Gonanthen sind Samenzellen und Innenectoderm von Anfang an eine einheitliche Masse, in der die Samenzellen deshalb als das ursprüngliche, das Innenectoderm als das ihm sekundär angeschlossene Element zu gelten haben, weil gerade die ursprünglichsten Gonanthenformen der Athecata, nämlich diejenigen der ersten Kategorie (s. o.), um ihre Keimzellen überhaupt kein Innenectoderm entwickeln. Folglich muß man annehmen, daß es gerade so wie bei den Thecaphora allmählich unter dem Einfluß der Keimzellen entstand, und daß seine häufige Selbständigkeit in den weiblichen Gonanthen von *Cordylophora* einen sekundären Zustand darstellt. So lehrt uns also *Cordylophora* für die Athecata, was *Plumularia setacea* u. a. für die Thecaphora bezeugten, daß das Innenectoderm ursprünglich

durch die Keimzellen hervorgerufen und erst allmählich selbständig wurde (vgl. S. 274).

Zweitens zeigen die männlichen Gonanthen von *Cordylophora* sehr klar die Kappenform der ersten Anlage des Innenectoderms, ehe es interradial in den Centralraum einwandert und so die Lage eines Glockenkerns einnimmt (S. 102, 110). Dieses ist ebenfalls eine vollkommene Parallele zu der Phylogenese des Glockenkerns bei den Thecaphora. — Auch bezüglich der Radialschläuche wiederholt sich diese Erscheinung der Parallele; denn in den männlichen Gonanthen von *Cordylophora* sahen wir sie in Zahl, Form und Lage ebenso variieren wie bei *Halecium*, *Campanularia flexuosa* und *Gonothyraea*, in den weiblichen Gonanthen dagegen bereits relativ fixiert wie bei *Campanularia verticillata*.

So vereinigen die Gonanthen von *Cordylophora lacustris* eine Anzahl von Erscheinungen, die teils den Ursprung ihrer Einzelteile, teils deren spätere Umbildung in Medusenteile genau in derselben Weise offenbaren, die wir bei den Thecaphora kennen lernten.

Die Gonanthen der zweiten Kategorie (*Hydractinia*, *Clava*) gleichen auffallend den Keimsäcken von *Sertularia* und den Geschlechtsknospen von *Gonothyraea* und sind auch ebenso zu beurteilen. Die Ähnlichkeit der apicalen, linsenförmigen Anlage ihres Innenectoderms mit derjenigen eines echten Glockenkerns ist eine rein äußerliche, da, wie ich noch eben auseinandersetzte, der Glockenkern der athecaten wie der thecaphoren Medusen nachweislich mit interradialen Kanten und Zipfeln entsteht und geradezu auf eine ursprünglich kappenförmige, den ganzen Entodermschlauch überziehende Anlage zurückgeführt werden muß. Auch die Spaltung des Innenectoderms von *Hydractinia* und *Clava* hat denselben Wert wie bei *Sertularia* und *Gonothyraea* (S. 275), woneben bei *Clava* noch die Außenzone als Homologon der Tentakelplatte von *Gonothyraea* hinzukommt. Die Gonanthen von *Pachycordyle weismanni* fasse ich sogar als eine vollkommene Wiederholung der Meconidien von *Gonothyraea* auf (S. 229)[1]. Die genetische Beziehung desselben Innenectoderms zu den Keimzellen tritt uns nur noch in den männlichen Gonanthen von *Clava* entgegen; sonst erscheint es ganz selbständig. Kurz — die Gonanthen von *Hydractinia* und *Clava* haben sich wie die angeführten Keimträger der Thecaphora einseitig weiter entwickelt und dadurch von der zu den Medusen führenden Stammreihe entfernt, sowie *Coryne pusilla* als vollkommenes Seitenstück zu *Sertularella* erst recht eine aberrante Form geworden ist. Es darf also nach

[1] Ob *Cladocoryne floccosa* ebenfalls hierher gehört oder doch medusoide Gonanthen hat (Weismann, Nr. 70, S. 60), muß ich unentschieden lassen.

aller Analogie geschlossen werden, daß den Gonanthen von *Cordylophora* solche vorausgingen, deren Innenectoderm in Anpassung an die Keimzellen entstand und in Ermangelung von Radialschläuchen eine einschichtige, kappenförmige Hülle des Entodermschlauchs blieb, wie etwa das Innenectoderm von *Plumularia setacea*.

Daran reihen sich nun rückwärts die Gonanthen von *Corydendrium*, *Eudendrium*, *Dicoryne*[1] an, die außer den Keimzellen nur noch die beiden einfachen Körperschichten eines Hydranthen besitzen und am Anfang der progressiven Reihe der Geschlechtsindividuen der Athecata stehen. Infolge des Mangels von Mund und Tentakeln wiederholen sie aber nicht das Bild eines Hydranthen schlechtweg, sondern einer Hydranthenknospe; und die unbedeutenden Abweichungen von der letzteren lassen sich wohl bei allen drei oder vier Gattungen größtenteils auf den gegen das Entoderm oder das Ectoderm gerichteten Druck der Keimzellen zurückführen. — Ferner scheint es mir ganz evident zu sein, daß die Gonanthen von *Corydendrium* in der Tat nichts weiter sind als Hydranthenknospen, die durch die Einwanderung von Keimzellen in ihrer normalen Entwicklung zu vollständigen Hydranthen gehemmt wurden (S. 59). Folglich besitzen die Athecata noch Gonanthen, die nach ihrem Bau sich unmittelbar an die Hydranthen anschließen und die denkbar einfachste und älteste Ausgangsform der Medusenbildung in dieser Ordnung bewahrt haben.

Im Anschluß an das eben Gesagte soll hier noch die Frage diskutiert werden, worauf die erste Verwandlung von Hydranthen in jene ältesten Gonanthen zurückzuführen sei. — Geht man davon aus, daß *Hydra*[2], wie allgemein angenommen wird, den einfachsten und niedersten Typus der Hydropolypen darstellt, so ist es nicht schwer zu verstehen, wie daraus die stockbildenden Formen mit einer Arbeitsteilung der Hydranthen in sterile und keimbildende Individuen entstanden. Es wäre aber ein Trugschluß anzunehmen, daß mit dieser Arbeitsteilung sich ohne weiteres der bekannte Dimorphismus verband, indem die keimbildenden Hydranthen sich eben unter dem Einfluß der in ihnen sich vollziehenden Keimbildung oder Keimreife in jene einfachsten, mund- und tentakellosen Gonanthen verwandelten. Denn obgleich *Hydra* Keimzellen bis an die Tentakel hinauf, und *Clava* Eizellen außer im Stamm auch im ganzen Köpfchen entwickeln (S. 80), so führt dies doch nicht zu einer

[1] Wie gesagt, schließt sich *Heretocordyle* eng an *Dicoryne* an (S. 68).

[2] Von *Protohydra* sehe ich hier aus verschiedenen Gründen vorläufig ab.

Änderung ihrer Organisation; und oft bleiben auch die keimbildenden Hydranthen von *Podocoryne carnea* unverändert, während sie allerdings in der Regel sich in Blastostyle verwandeln (S. 6), was sich ja auch bei *Eudendrium* wiederholt (S. 63, 64). Dies heißt doch zweifellos, daß der Besitz von Keimzellen die Hydranthen teils gar nicht, teils nur in gewissen Fällen, also nur unter gewissen Bedingungen modifiziert; und dasselbe auf die ersten Gonanthen angewendet, würde heißen, daß bei ihnen diese Bedingungen stets vorhanden waren. Bei genauerem Hinsehen offenbaren sich aber die letzteren recht deutlich.

Den ersten Aufschluß gibt uns die schon beschriebene Gonanthen-Entwicklung von *Corydendrium* (S. 59). Der keimbildende Hydranth verändert sich nicht; von den an ihm hervorsprossenden Knospen werden diejenigen, die keine Keimzellen aufnehmen, ebenfalls Hydranthen, diejenigen Knospen aber, die bei ihrer Entstehung gleich Keimzellen mit aufnehmen, werden in ihrer Entwicklung zum Hydranthen gehemmt, und verwandeln sich so in Gonanthen. — Genau dasselbe konnte ich an den keimbildenden Hydranthen von *Podocoryne* feststellen: tritt die Keimbildung spät auf, dann bleibt der Hydranth unverändert, beginnt sie im jüngeren, noch nicht voll entwickelten Hydranthen, so erleidet er Hemmungen in der Mund- und Tentakelbildung und wird zum Blastostyl. Dasselbe beobachtete Seeliger an den Gonanthenträgern von *Eudendrium* (S. 63). Mit andern Worten: fertige Hydranthen erleiden durch den Erwerb von Keimzellen keine Veränderung, unentwickelte Hydranthen oder Hydranthenknospen werden durch einen solchen Erwerb Blastostyle oder Gonanthen[1]. Die ersten Gonanthen entstanden also dadurch, daß die in den Hydranthen entwickelten Keimzellen in Hydranthenknospen einwanderten.

Die Ergebnisse der vergleichenden Entwicklungsgeschichte aller Geschlechtsindividuen der Hydropolypen lassen sich dahin zusammenfassen, daß bei den Athecata eine kontinuierliche phyletische Entwicklungsreihe von den Hydranthen an bis zu den Medusen, und bei den

[1] Auf den Einwand, daß gewisse höher differenzierte Keimträger sich ganz unabhängig von Keimzellen entwickeln, die sie teils überhaupt nicht erhalten (sterile Meconidien von *Gonothyraea*), teils erst später produzieren, kann ich hier nicht näher eingehen, sondern verweise nur auf die analoge Erscheinung, daß das Innenectoderm zuerst ebenfalls durch die Keimzellen hervorgerufen wird (*Cordylophora*, *Plumularia setacea* u. a.), später jedoch ganz selbständig auftritt (S. 274).

Thecaphora eine solche von den einfachen Gonanthen der *Plumularia setacea* bis zu den Medusen der Campanulariden rekonstruiert werden kann. — Es bleibt nun noch zu untersuchen übrig, wo und wie diese beiden Reihen zusammenhängen.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Athecata und der Thecaphora.

Über diese Beziehungen spricht sich Weismann nirgends zusammenfassend und eingehend aus; doch ergibt sich aus seiner gesamten Darstellung mit Notwendigkeit die Annahme eines ganz bestimmten Zusammenhangs aller Hydropolypen. — Die ältesten unter den jetzt lebenden dimorphen Hydropolypen sind nach Weismann die medusenerzeugenden Formen, von denen alle übrigen abstammen. Und da nur von einem einzigen Ursprunge der Hydromedusen aus Hydranthen gesprochen wird (S. 260), die Thecaphora aber gegenüber den Athecata schon wegen der Gonangienbildung die jüngere Gruppe darstellten (Nr. 70, S. 246), so wären die medusenerzeugenden Athecata die gemeinsame Ausgangsform aller Hydropolypen, nämlich erstens aller gonanthentragenden Athecata und zweitens aller Thecaphora.

Unmittelbar desselben Ursprungs wären ferner unter den Geschlechtsindividuen nur die Medusen beider Ordnungen, während die beiderlei sessilen Keimträger sich um so mehr voneinander entfernten, je weiter die angebliche Rückbildung ihres ursprünglichen Medusenbaues ging. Immerhin blieben diese Keimträger der Athecata und der Thecaphora als die Abkömmlinge gleicher Medusen und die beiderlei Blastostyle als Abkömmlinge gleicher steriler Hydranthen direkte Verwandte und in ihren Einzelheiten direkt homolog.

Diese unvermeidlichen Schlußfolgerungen der allgemeinen Ergebnisse Weismanns werden nun infolge meiner abweichenden Beobachtungen über die Entwicklung der Medusen und Keimträger gewissermaßen in ihr Gegenteil verwandelt. Halten wir uns zunächst nur an die Geschlechtsindividuen aller Hydropolypen, so sind die Medusen nicht die ältesten, sondern gerade die jüngsten Formen, und unter ihren Vorstufen sind wiederum die einfachsten Gonanthen (*Corydendrium* usw.) die ältesten Keimträger überhaupt. Die vergleichende Entwicklungsgeschichte aller dieser Geschlechtsindividuen lehrt aber ferner, daß die phyletische Entstehung der Medusen der Athecata und der Thecaphora in zwei getrennten Parallelreihen vor sich ging, so daß vor allem der verwandtschaftliche Zusammenhang beider Ordnungen geprüft werden

muß, ehe man sich über die Verwandtschaft ihrer einzelnen Individualformen, der Medusen usw., verständigen kann.

I. In den beiden Ordnungen konnte eine im allgemeinen übereinstimmende Phylogenese der Medusen und ihrer Hauptbestandteile (Radialschläuche, Glockenkern) nachgewiesen werden (S. 280). Für die Athecata ließ sich die Stammreihe von den Medusen abwärts bis zu den Hydranthen konstruieren, für die Thecaphora nur bis zu ungeteilten, aber schon mit einem Innenectoderm versehenen Gonanthen (*Pl. setacea*). Damit ist nicht gesagt, daß die Thecaphora wirklich mit solchen Gonanthen begannen; denn nach der Analogie der Athecata können diesen Gonanthen noch einfachere Gonanthen ganz ohne Innenectoderm, also von der Grundform der Gonanthen von *Corydendryum* u. a., vorausgegangen sein, die aber nicht mehr existieren oder unbekannt geblieben sind. Diese Ungewißheit über die älteste Gonanthenform der Thecaphora veranlaßt nun gewisse weitere Erwägungen.

Aus der bezeichneten Übereinstimmung der beiden phyletischen Parallelreihen der Athecata und der Thecaphora darf geschlossen werden, daß sie gemeinsamen Ursprungs sind und erst zu einem bestimmten Zeitpunkt ihrer Stammesentwicklung auseinandergingen; und dieser Divergenzpunkt läßt sich nur durch die ältesten Formen beider Reihen nach ihrer Trennung bestimmen. Infolge der erwähnten Ungewißheit über die älteste Gonanthenform der Thecaphora sind jedoch zwei verschiedene Divergenzpunkte möglich.

1) Besaßen gewisse Thecaphora einst oder besitzen sie noch einfache Gonanthen ohne Innenectoderm, so zweigten sie sich von solchen Athecata ab, die gleiche Gonanthen erzeugten (*Corydendrium* u. a.), und das Innenectoderm entstand in jeder Ordnung getrennt für sich. 2) Soll anderseits die bisherige Beobachtung maßgebend sein, daß die Gonanthen von *Plumularia setacea* den einzig bekannten Anfang der Stammreihe der Thecaphora kennzeichnen, so trennten sich die letzteren von solchen Athecata, deren Gonanthen bereits ein Innenectoderm um den einfachen Entodermschlauch besaßen und es auf die in Bildung begriffene neue Gruppe vererbten, deren Unterscheidungsmerkmal zunächst nur in der Entstehung einer Deckenplatte und in der Umbildung des Periderms in eine Gonotheca bestand (S. 156, 157). Dies alles bedeutet aber weit mehr als bloß eine Verschiedenheit des Divergenzpunktes zweier im übrigen zweifellos verwandter Formreihen.

Nach der üblichen Auffassung rührt bei zwei divergierenden Formreihen alles Übereinstimmende von der gemeinsamen Stammform vor dem Beginn der Divergenz her, während nach diesem Zeitpunkt

die zunehmende Verschiedenheit neu hinzukommt. Je nach dem Eintritt dieser Verschiedenheit und einer entsprechenden Abnahme der früheren Identität wird eben der Divergenzpunkt bestimmt. Bei den Hydropolypen liegt aber die Sache anders. Daß die Athecata und die Thecaphora von ihrem Divergenzpunkt an sich völlig getrennt weiter entwickelten, ist angesichts der Bildung der Gonangien und der Keimsäcke und Knospen der Gonanthen bei den Thecaphora völlig sicher; nicht weniger aber auch, daß sie nach der Trennung beiderseits völlig übereinstimmende, homologe Teile ganz neu erwarben, nämlich die Radialschläuche, eventuell (1) das Innenectoderm und deren ganze übereinstimmende Entwicklung bis zu den Medusen. Ein gemeinsamer Ursprung bestände also unter Umständen nur für die allereinfachste Gonanthenform; und für alles übrige, einschließlich die Medusen entstände die Frage, ob ihre Homologien, die auf einen gemeinsamen Ursprung der Teile anscheinend nicht zurückgeführt werden können, dennoch als echte Homologien im Sinne einer gemeinsamen Abstammung gelten könnten.

Beginnen wir die Untersuchung mit dem Innenectoderm unter der Annahme, die ich für die wahrscheinlichere halte, daß es in jeder der beiden Ordnungen nach ihrer Trennung, also selbständig entsprang (1), und zwar an Gonanthen, die gemeinsamen Ursprungs und gleicherweise nach dem Typus einfacher Hydranthenknospen gebaut waren. Nach den vorliegenden Beobachtungen wurde die Entstehung des Innenectoderms in beiden Ordnungen durch die in jene Gonanthen einwandernden Eizellen veranlaßt, natürlich unter Mitbeteiligung noch andrer nicht kenntlicher Momente, die jedoch, nach dem gleichen Erfolge zu schließen, beiderseits ebenfalls die gleichen sein mußten. Die beiderlei Innenectoderme erscheinen also in diesem Fall ontogenetisch durchaus homolog und dennoch in beiden Ordnungen getrennten Ursprungs.

Das Trennende bestand aber, wie vorhin bemerkt, bloß in der Gonangienbildung der Thecaphora (Gonotheca, Deckenplatte), die mit der Bildung des Innenectoderms selbstverständlich in keinem Kausalzusammenhange stehen konnte, da sie ja den Athecata fehlt, wo ein gleiches Innenectoderm entstand. Sie war also dabei ganz gleichgültig. Man kann sich daher diese Gonangienbildung bis nach der Entwicklung des Innenectoderms verschoben denken, ohne daß sich an der letzteren irgend etwas verändert hätte. Dann läge aber schon der zweite vorgesehene Fall vor, daß das Innenectoderm vor der Trennung beider Ordnungen entstand und daher von einer gemeinsamen Stammform

aus auf die erst später abzweigende neue Gruppe vererbt wurde. Und dieser Übergang vom ersten zum zweiten Fall, von dem »zweifachen« zum »gemeinsamen« Ursprung des Innenectoderms wäre nach unsrer Annahme durch eine Veränderung bedingt, die mit der ersten Entstehung des Innenectoderms wie gesagt gar nichts zu tun hat und an ihr nichts ändert. Warum soll nun diese Entstehung in beiden Fällen trotzdem für eine verschiedene gelten?

Die Erklärung dieses Widerspruchs liegt darin, daß man in der Regel geneigt ist, sich nur an die äußere Erscheinung, an die sichtbaren Zustände zu halten, daraus allein die Schlüsse über Gleich und Ungleich zu ziehen, während in der ganzen vergleichenden Entwicklungsgeschichte das Maßgebende nicht sowohl die Zustände und Erscheinungen, sondern die ihnen zugrunde liegenden Vorgänge und deren Kausalzusammenhänge sind, auch wenn sie sich nicht unmittelbar greifbar offenbaren. Daher braucht die genetische Übereinstimmung und Homologie zweier Körperteile sich nicht bloß auf deren sichtbare Erscheinung zu beschränken, sondern kann und muß gegebenenfalls auf deren phyletische Vorstufen zurückgreifen. Die Entstehung des Innenectoderms hängt nun von Formbedingungen ab (Form und Zusammensetzung des Gonanthen, einwandernde Keimzellen u. a.), die schon in der gemeinsamen Stammform vorlagen und in gleicher Weise sich weiter entwickelnd in den unterdessen getrennten beiden Ordnungen zum gleichen Erfolge führten. Folglich gehört der Ursachenkomplex dieser Bildung der gemeinsamen Stammform an und begründet so die fragliche Homologie auch phylogenetisch. Das Innenectoderm der Athecata und der Thecaphora ist vollkommen homolog, ob es getrennten oder gemeinsamen Ursprungs erscheint.

Nun könnte diese Erläuterung für den gerade vorliegenden Zweck etwas zu umständlich erscheinen; sie soll aber ferner noch eine Reihe andrer ähnlicher Schlüsse begründen. Denn mit der ersten Entstehung des Innenectoderms ist die Homologie seiner weiteren Entwicklungsstufen bis zur Herstellung des Glockenkerns, die doch in beiden Ordnungen erst recht getrennt auftraten, nicht ohne weiteres erklärt. Diese Entwicklung divergierte, wie wir sahen (S. 277, 280), in beiden Ordnungen in verschiedenen Richtungen; doch können sie größtenteils unberücksichtigt bleiben, da wir nur die zu den Medusen führende Stammreihe im Auge zu behalten haben. Dann aber erscheinen die Metamorphosen des Innenectoderms ziemlich einfach. Nach seiner ersten Anlage eine kappenförmige Außenhülle der Gonaden und des Entoderms, wird es durch das Auftreten der Radialschläuche passiv in die Lage eines

Glockenkerns gebracht und unter dem Einfluß der Gonaden ausgehöhlt, wodurch der Glockenkern gegeben ist. In beiden Ordnungen sind diese Ursachen der späteren Metamorphose des Innenectoderms dieselben, und es fragt sich nun, ob sie ebenso wie die Ursachen seines Ursprungs auf eine tatsächlich gemeinsame Quelle zurückgeführt werden können.

Daß die Gonaden wenigstens der Campanulariden teils bei ihrer interradialen Einwanderung ins Innere und teils bei ihrer radialen Anordnung längs der Radialschläuche von diesen abhängig sind, liegt auf der Hand. Es kommt daher schließlich alles auf den Ursprung dieser Schläuche an. Ihre Homologie in den einzelnen Formen habe ich bereits eingehend begründet; aber auch darüber hinaus konnte ich die sie unmittelbar veranlassenden Bildungen, die Täniolen der Geschlechtsindividuen, bis auf die Täniolen der Hydranthen aller Hydropolypen zurückführen, so daß also die Hauptursachen für die Entstehung der Radialschläuche bereits in der gemeinsamen Stammform der Athecata und Thecaphora nachweisbar sind.

Damit ist aber der gesuchte Beweis für die vollkommene Homologie der Grundlagen der Medusenbildung in beiden Ordnungen erbracht. Die Homologie der Radialschläuche und des Glockenkerns aller Hydromedusen läßt sich nicht nur aus ihrer individuellen Entwicklungsgeschichte erschließen, sondern auch durch den nachweisbaren gemeinsamen Ursprung jener Teile unmittelbar begründen. Obgleich also die Medusen der Athecata und der Thecaphora die Endpunkte zweier tatsächlich getrennter Entwicklungsreihen sind, bleiben sie oder alle Hydromedusen einander vollkommen homolog.

II. Es bleibt aber noch ein Punkt in den Verwandtschaftsverhältnissen der Hydromedusen aufzuklären übrig. Es scheint ja eine unausgesprochene Voraussetzung der voranstehenden Schlußfolgerungen zu sein, daß die Geschlechtsindividuen in den beiden Parallelreihen der Hydropolypen dauernd die gleichen Individuen blieben, d. h. daß überall die ursprünglichen Gonanthen sich allmählich in Medusen verwandelten. Dies trifft allerdings für die Athecata zu, nicht jedoch für die Thecaphora. Deren Gonanthen blieben nur im ersten Anfang die wirklichen Geschlechtsindividuen (*Plumularia setacea, Diphasia*); eine wesentliche Änderung trat dagegen mit der Abschnürung des Keimsacks ein, der allmählich die Rolle des Gonanthen übernahm und sich zuletzt in eine völlig selbständige Knospe des Gonanthen verwandelte. Es vollzog sich dabei jener schon erörterte Wechsel in der Individua-

lität der Keimträger (S. 270), auf Grund dessen die besprochenen Homologien aller Keimträger zweifelhaft erscheinen könnten.

Natürlich wird durch jenen Wechsel die Verwandtschaft der Keimträger und Medusen beider Ordnungen in dem Sinn ihres gemeinsamen Ursprungs überhaupt nicht in Frage gestellt; anders steht es aber mit dem Begriff der Verwandtschaft in dem engeren und gewöhnlichen Sinn einer verwandtschaftlichen Übereinstimmung der Einzelteile der verglichenen Tiere oder eben ihrer Homologien. Wie wenig sich diese beiden Begriffe, Verwandtschaft und Homologie, ohne weiteres decken, sahen wir beim Vergleich der Hydranthen und der Medusen, deren enge Verwandtschaft schon dadurch offenkundig ist, daß die Medusen der Athecata unmittelbar aus den Hydranthen hervorknospen, während die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung beweist, daß ihre bisher allgemein angenommenen Homologien auf einer Täuschung beruhen und lediglich Homoidien sind (S. 266). Es vernotwendigt sich also schon eine Untersuchung, inwiefern die Medusen der Athecata, die ja bloß die metamorphosierten früheren Gonanthen sind, und die Medusen der Thecaphora, die erst aus Knospen der Gonanthen hervorgehen, dennoch aus homologen Teilen bestehen.

Bei den älteren Thecaphora (Plumulariden, Sertulariden, Halecium) entwickeln sich die grundlegenden Teile des Medusenbaues, das Innenectoderm und die Täniolen, noch wie früher im Gonanthen selbst und werden durch die Abschnürung des Keimsacks direkt auf diesen übertragen, so daß also auch die Homologien die alten bleiben. Bei den Campanulariden entstehen jedoch jene Anlagen nicht mehr im Gonanthen, sondern erst in den von ihm erzeugten neuen Individuen, den Knospen. Dieser Gegensatz zu den älteren Thecaphora ist aber doch eigentlich nur scheinbar; denn indem die Keimsäcke sich durch ihre immer früher beginnende Abschnürung in Knospen verwandelten (S. 178, 180, 208), wurde jene Übertragung nicht plötzlich aufgehoben, sondern zeitlich so verschoben, daß statt der fertigen Anlagen nur ihre Bildungsursachen aus dem Gonanthen in die Knospen übergingen. Es ist dies eine analoge Erscheinung wie die erörterte wechselnde Entstehung des Innenectoderms, das anfangs unmittelbar durch die Keimzellen hervorgerufen wird, später aber ganz selbständig auftritt (S. 274). Erscheint in diesem Fall die Kontinuität der Vererbung nicht zweifelhaft, so kann sie es auch hinsichtlich des Innenectoderms und der Radialschläuche der Keimsäcke und Knospen der thecaphoren Gonanthen nicht sein.

Ist aber auf diese Weise der direkte Zusammenhang zwischen den zur Medusenbildung hinführenden Organanlagen der Knospen, der ge-

stielten Keimsäcke und der ungeteilten Gonanthen der Thecaphora dargetan, so ist jeder aus der merkwürdig divergierenden Entwicklung der Athecata und der Thecaphora entnommene Einwand gegen die speziellen Homologien ihrer Medusen beseitigt. — Der fragliche Wechsel der Geschlechtsindividuen in der Phylogenie der thecaphoren Medusen ändert nichts an der vollen Homologie aller Hauptteile dieser Medusen und derjenigen der Athecata.

Ich habe die Narco- und Trachomedusen weder selbst untersucht, noch beabsichtige ich, auf ihre bereits mehrfach behandelte Entwicklungsgeschichte (Metschnikoff, Nr. 56, 57, Brooks, Nr. 9, Maas, Nr. 53) näher einzugehen; ich kann aber nicht umhin, diese wenigstens so weit zu streifen, als sie die Untersuchungen über die Stammesgeschichte der Hydromedusen ganz offenbar beeinflußt hat.

Die Narco- und die Trachomedusen oder die Trachylinen (Haeckel, Nr. 35, S. 233)[1] unterscheiden sich von den Hydromedusen vor allem dadurch, daß sie sich ohne Vermittlung einer Hydranthengeneration direkt aus Eiern entwickeln, wobei, wie Chun zuerst hervorhob (Nr. 12, S. 244), ein Glockenkern nicht vorkommt. Ihre Embryonen gehen in Larven über, die äußerlich zwei verschiedene Typen darstellen, im Grunde genommen aber doch wesentlich übereinstimmen. Zum ersten Typus gehören die hydranthenähnlichen Larven von *Aeginata, Solmundella, Cunoctantha octonaria, C. parasitica, Aglaura*, zum andern, blasenförmigen Typus die Larven von *Geryonia, Liriope, Cunina proboscidea* (Metschnikoff, Brooks, Woltereck). Die erste Larvenform stimmt mehr oder weniger vollkommen mit der Actinula der Tubularien überein und verwandelt sich so unmittelbar in die fertige Meduse, daß über die Homologien der polypoiden Larven und der medusoiden Endform und über die direkte Abstammung der Trachylinen von irgendwelchen Hydranthen gar kein Zweifel herrschen kann. Das Hypostom der Trachylinen-Larve geht in die Subumbrella der Meduse über und ihr Schirm wächst aus dem Peristomrande der Larve hervor, wobei der weit hervorgezogene Kranzdarm, wie es scheint, tatsächlich durch radiale Verlötungen seiner Entodermwände in Taschen oder Kanäle und Entodermlamellen verwandelt wird.

---

[1] Es ist hier natürlich nicht der Ort, die von Maas (Nr. 54) angebahnte neue Systematik der Trachylinen zu berücksichtigen.

Wesentlich ebenso verläuft die spätere Entwicklung des zweiten Larventypus, und nur die frühzeitige Aufblähung der jungen Larven verdeckt dort, wie schon Brooks bemerkte (Nr. 9, S. 379), die Actinulaform. Nimmt man dazu, daß die beiden Larventypen regellos unter die Narco- und die Trachomedusen verteilt sind (s. o.), so folgt daraus, daß die sämtlichen Trachylinen durch eine mehr äußerliche als tief eindringende Verwandlung unmittelbar aus ungestielten, freien Hydranthen hervorgegangen sind.

Gegenüber diesem klaren Ergebnis war eine ähnliche Ableitung der Hydromedusen von Hydranthen, die sich nur auf die anatomische Übereinstimmung beider Formen stützte, immerhin unsicher; da sich aber bei den Trachylinen dieselbe anatomische Übereinstimmung mit einer ebenso vollständigen genetischen Übereinstimmung verband, erschien es möglich, die fragliche Phylogenese der Hydromedusen im Sinne der völlig gesicherten Phylogenese der Trachylinen zu deuten und so alle craspedoten Medusen in nahe Verbindung zu bringen. Denn daß in der Entwicklung der Trachylinen der Glockenkern der Hydromedusen fehlt, konnte jene Deutung damals nicht beeinträchtigen; galt doch jener Glockenkern nur als eine cänogenetische Abänderung des hypostomalen Ectoderms (S. 261), das bei den Hydromedusen ebenso wie bei den Trachylinen das Subumbrellarepithel und den Überzug des Manubrium herstellen sollte.

Böhm war meines Wissens der Erste, der bei einer solchen phyletischen Verbindung aller Craspedota von der nächsten Vorfahrenform der Trachylinen ausging, deren Abbild er in der frei schwimmenden Actinula der Tubularien erblickte (Nr. 7, S. 153—163). Aus der so erschlossenen »Actinaea« sollten die Trachylinen unmittelbar, die Hydromedusen erst nach dem Festsetzen der Stammform und nach ihrer Verwandlung in Hydropolypen entstanden sein, indem ein Teil der Knospenindividuen sessil blieb und zu Hydranthen wurde, der andre Teil dagegen sich ständig ablöste und zum Zustande der Actinaea zurückkehrte, um erst allmählich in Hydromedusen überzugehen. Dieser Auffassung schloß sich später Brooks an (Nr. 9, S. 404 ff.), neuerdings auch Woltereck (Nr. 72, S. 109—112) mit der Maßgabe, daß die Hydromedusen aus dem Haftorgan der Actinula-artigen Stammform hervorgingen und als »Glockenkernmedusen« von den Trachylinen immerhin verschieden seien. Daß er trotzdem an einem nahen Zusammenhang beider festhielt, geht schon daraus hervor, daß er die Siphonophoren mit ihren Glockenkernmedusen aus Narcomedusen hervorgehen ließ.

Also auch bei diesem stammesgeschichtlichen Versuch gab nach

wie vor die anatomische Übereinstimmung der verglichenen Formen nebst ihren angeblichen Homologien den Ausschlag. Auf Grund der hier vorgetragenen vergleichenden Entwicklungsgeschichte erweist sich aber die Homologisierung des Baues aller craspedoten Medusen als verfehlt. Die Hydromedusen entstehen nach meinen Untersuchungen überhaupt nicht unmittelbar aus irgendeiner Hydranthenform, sondern am Ende einer langen Reihe von Keimträgern, wobei die angeblichen Homologa des Hypostomepithels (Glockenkern) und des Peristomrandes (Glocke) sich als vollkommene Neubildungen und ohne jede Beziehung zu jenen polypoiden Teilen entwickeln. Infolge dessen ist auch die Hypothese, daß die Hydropolypen aus einer pelagischen Actinula hervorgingen, für die Stammesgeschichte der Hydromedusen ganz wertlos und überflüssig.

Die Trachylinen als unmittelbar modifizierte Hydranthen (Actinula) und die Hydromedusen als allmählich entwickelte Neubildungen der Hydropolypenstöcke sind *nicht homolog*, sondern *nur homoid* gebildete, divergente Ausläufer des Hydropolypenstammes[1]. Wo die Actinula-artige Urform der Trachylinen an jenen Stamm anzuknüpfen ist, ist eine mehr untergeordnete und hier nicht weiter zu erörternde Frage. Dagegen kann es nicht unerwähnt bleiben, daß infolge jener Trennung der Trachylinen und Hydromedusen auch die schon berührte Frage nach dem Ursprung der Siphonophoren von neuem eine bestimmte Richtung erhält.

Wenn die Schwimmglocken und die Geschlechtsmedusen dieser Hydrozoengruppe sich entwicklungsgeschichtlich auf die Medusen der Hydropolypen zurückführen lassen, wie es nach den Untersuchungen Weismanns sehr wahrscheinlich ist, so können die Siphonophoren unmöglich von den heterogenen Narcomedusen abstammen, sondern eben nur von medusenerzeugenden Hydropolypen. Früher, als pelagisch lebende Hydropolypenstöcke noch unbekannt waren, erwuchs daraus eine unverkennbare Schwierigkeit für jene direkte Ableitung der Siphonophoren; heute kennen wir dagegen bereits zwei derartige Formen, *Margelopsis* (Hartlaub, Nr. 43) und *Pelagohydra* (Dendy, Nr. 19), jede mit einem Haupthydranthen und anhängenden Geschlechtsmedusen.

[1] Maas hat bereits die »Vermutung« ausgesprochen, »daß die Beziehungen der Narcomedusen zu den übrigen Craspedoten weniger nahe sind, als bisher angenommen, und dieselben, wenn auch untereinander näher verwandt als mit den Acalephen, doch unter sich nur an der Wurzel zusammenhängen« (Nr. 53, S. 297).

Pelagohydra sogar mit einem blasenförmigen Schwimmapparat, so daß jede Veranlassung fehlt, nach grundsätzlich andern Vorstufen der Siphonophoren zu suchen.

3. Die Hypothese von der Keimstätte-Verschiebung.

Weismann hat seine Ansicht von der Keimstätte-Verschiebung bei den Hydropolypen ausdrücklich als eine Hypothese zur Erklärung der merkwürdigen Tatsache aufgestellt, daß die Lage der Keimstätte (Keimzone) in sehr weiten Grenzen schwankt (Nr. 70, S. 225 flg.). — Wie schon erwähnt (S. 28, 29), ging die Hypothese davon aus, daß die ältesten unter den bekannten Geschlechtsindividuen der Hydropolypen deren Medusen seien, von denen alle übrigen Geschlechtsindividuen abstammten, indem sie sessil wurden und dabei den Medusenbau mehr und mehr bis zur vollen Unkenntlichkeit zurückbildeten. Dieser regressiven Metamorphose sollte nun eine phyletische Verschiebung der Keimstätte parallel gehen (a. a. O. S. 227). Bei den Hydromedusen falle die Keimstätte mit der Reifungsstätte im Ectoderm des Manubrium oder des radialen Subumbrellarepithels zusammen (a. a. O. S. 228, 237); mit der Rückbildung der Medusen hätte nun eine centripetale Verschiebung der Keimstätte begonnen, während die Reifungsstätte stationär blieb, so daß die Keimzellen der verschobenen Keimstätte stets zu jener Reifungsstätte zurückwanderten (a. a. O. S. 229, 240—244).

Dies ist der Kern der Weismannschen Hypothese der Keimstätte-Verschiebung, die freilich in der unmittelbaren Beobachtung so vielen Widersprüchen begegnete, daß der »allgemeine Teil« des Weismannschen Werkes, der der besonderen Begründung jener Hypothese gewidmet ist, wesentlich mit den zahlreichen Erklärungen jener Unstimmigkeiten ausgefüllt ist. Eine Kritik aller dieser einzelnen, vielfach hypothetischen Erklärungen ist jedoch entbehrlich; denn das Schicksal der ganzen Hypothese ist schon entschieden, nachdem ihre erste notwendige Voraussetzung, daß die sessilen Keimträger von den Medusen abstammten, hinfällig geworden ist (S. 269, 278). Eine Keimstätte-Verschiebung in Weismanns Sinne, wonach die Keimstätte der Hydropolypen sich ursprünglich im Ectoderm des Manubrium der Medusen befand und von dort aus in dem Maße centripetal zurückrückte, als die Medusen sich zu sessilen Keimträgern zurückbildeten, existiert einfach nicht, weil die Stammesentwicklung tatsächlich umgekehrt von den einfachsten Keimträgern zu den Medusen hin verlief.

Trotzdem sehe ich mich veranlaßt, auf die fragliche Hypothese

näher einzugehen, weil ein Wechsel der Keimstätte überhaupt bei den Hydropolypen zweifellos besteht, und weil Weismann zur Begründung seiner Hypothese gewisse allgemeine »Schlüsse aus den Tatsachen« heranzieht, die zu bedeutsam sind, um nicht eingehend geprüft zu werden. Dazu gehören vor allem 1) die Determination der Keimzellen, 2) ihre Entstehung und 3) ihre Rückwanderung zur Reifungsstätte.

Determination der Keimzellen. Weismann beginnt seine allgemeinen Schlußfolgerungen mit der Feststellung, daß die Keimstätte der Hydropolypen für jede Art nicht nur bestimmt sei, also nirgends zwischen Ectoderm und Entoderm wechsele, sondern auch stets genau lokalisiert, auf eine »Keimzone« beschränkt sei, die sich niemals auch nur über das ganze Individuum, sei es Hydranth (Blastostyl) oder Geschlechtsindividuum, ausbreite (Nr. 70, S. 226, 279, 282). Nehme man die Tatsache hinzu, daß die Geschlechtszellen nur aus jugendlichen, kurz vorher durch Teilung entstandenen Gewebszellen hervorgehen, so folge daraus, »daß es bestimmte, im voraus determinierte Zellengenerationen sind, welche die Umwandlung eingehen« (a. a. O. und S. 288).

Von diesen Tatsachen, aus denen die Determination der Keimzellen ohne weiteres hervorgehen soll, kann ich aber keine einzige bestätigen. Die Behauptung, daß die Keimzellen nur aus jugendlichen, nicht differenzierten Zellen entstehen, ist durch meine zahlreichen Beobachtungen über die wirkliche Entstehung männlicher und weiblicher Keimzellen (vgl. *Corydendrium, Clava, Sertularia, Gonothyraea, Obelia geniculata*) widerlegt. Denn jene Entstehung beginnt in der Regel innerhalb einer noch ungeteilten Epithelzelle des Stammes oder andrer Stellen des Stockes, bei der genannten *Obelia* sogar an ganzen Epithelzellen erwachsener Medusen, so daß von undifferenzierten »Urkeimzellen« gar nicht die Rede sein kann (vgl. S. 60). Und bezüglich der Beschränkung der Keimzone verweise ich auf meine Beobachtungen, die eine recht häufige und bisweilen auch ansehnliche Ausdehnung der Keimzone über das von Weismann angegebene Maß hinaus bezeugen (*Pennaria, Dicoryne, Hydractinia, Clava, Coryne, Sertularella, Campanularia flexuosa, Gonothyraea, Obelia longissima*, S. 48, 68, 71, 80, 96, 139, 208, 223, 237)[1]. Wollte man aber alle diese Befunde als Ausnahmen bezeichnen, so wäre damit nichts gewonnen; denn unter allen Umständen widersprächen sie der Gemeingültigkeit

[1] Weismann selbst fand, daß die Keimzellen von *Plumularia echinulata* nur anfangs im Polypenstamm, später jedoch im Gonanthen (Blastostyl) entständen (Nr. 70 S. 180, 183).

und somit einer grundsätzlichen Bedeutung der ganz bestimmt fixierten Keimzone.

Ja, nicht einmal die Keimstätte ist für jede Hydropolypen-Art fixiert. Denn erstens ist sie nicht selten in den beiden Geschlechtern derselben Art verschieden (vgl. *Clava, Campanularia flexuosa, calyculata*), und zweitens kann sie sogar in demselben Geschlechtsindividuum auf beide Körperschichten verteilt sein, wie ich es an der männlichen *Gonothyraea loveni* direkt beobachtete (S. 224) und für *Clava* und *Obelia* auf Grund eigner und fremder Befunde für wahrscheinlich halten muß (S. 82, 245).

So erweisen sich alle Tatsachen, auf die die fragliche Determination sich stützen sollte, als irrig, und damit wird auch die aus ihnen gezogene Schlußfolgerung hinfällig. Die Keimzellen der Hydropolypen sind ganz bestimmt nicht determiniert, sondern können an recht verschiedenen Stellen des Stockes aus differenzierten Zellen, sei es des Ectoderms oder des Entoderms entstehen.

Ursprung der Keimzellen. Nach Weismann fällt die Ursprungsstätte mit der Keimstätte, d. h. derjenigen Körperschicht des Stockes, in der sich die differenzierten Keimzellen zuerst kenntlich zeigen, nur dann zusammen, wenn die Keimstätte das Ectoderm ist; falls die letztere sich im Entoderm befindet, müsse angenommen werden, daß die an sich nicht kenntlichen Urkeimzellen aus dem Ectoderm in das Entoderm eingewandert seien, um sich erst dort zu differenzieren und kenntlich zu werden. Ein entodermaler Ursprung der Keimzellen ist daher nach Weismann ausgeschlossen (vgl. S. 113, 114). Als Hauptgründe für diese Annahme nennt Weismann erstens seine Erfahrung, daß »ein bestimmter Nachweis entodermaler Abkunft der Keimzellen nicht erbracht werden konnte« (Nr. 70, S. 237, 289), und zweitens die Unmöglichkeit, daß die Keimstätte aus einer Körperschicht in die andre übergegangen sein könne (a. a. O. S. 289).

Der erste Grund wird aber dadurch hinfällig, daß ich den vermißten Nachweis in mehreren Hydropolypen-Arten in unzweideutiger Weise geliefert habe, und zwar teilweise genau so, wie es Weismann für einen solchen Nachweis verlangte. »Wenn die Eizellen entodermaler Abstammung wären, so müßten sie aus Querteilungen von gewöhnlichen Epithelzellen hervorgehen, welche so erfolgten, daß die der Leibeshöhle zugewandte, distale Hälfte Epithelzelle bliebe, die basale Hälfte aber zur Keimzelle würde« (a. a. O. S. 237). Einen solchen Vorgang habe ich nun in der Tat bei den weiblichen *Corydendrium, Clava, Sertularia* und

den männlichen *Gonothyraea* vollständig beobachtet, weniger vollkommen aber noch genügend deutlich bei *Coryne* ♀, *Hydractinia* ♂, *Sertularella* ♀, *Obelia longissima* ♀ (S. 59, 71, 80, 96, 113, 139, 221, 237); ferner sah ich die Eizellen von *Obelia geniculata* aus ganzen Epithelzellen hervorgehen, und konnte den entodermalen Ursprung der Samenzellen von *Coryne* und *Sertularella* wenigstens indirekt konstatieren (S. 93, 138, 243).

Infolge dieser Feststellung fehlt aber jede Veranlassung, in denjenigen andern Fällen, wo die Keimbildung allerdings noch nicht verfolgt, aber doch eine entodermale Keimstätte nachgewiesen ist (*Diphasia*, Plumularidae, *Halecium*, *Campanularia*), noch die Möglichkeit zu erwägen, daß die im Entoderm sich differenzierenden Keimzellen als Urkeimzellen aus dem Ectoderm eingewandert seien[1]. Denn eine solche Hypothese war nur so lange berechtigt, als man die eben besprochene entodermale Keimbildung überhaupt noch nicht kannte und daher einen einheitlichen, ectodermalen Ursprung aller Keimzellen der Hydropolypen wenigstens vermuten durfte. Die unmittelbare Beobachtung lehrt nun aber, daß sie ebensowohl im Entoderm wie im Ectoderm entstehen können. Denn da ein ectodermaler Ursprung von Keimzellen überhaupt nie bezweifelt worden ist, habe ich es unterlassen, meine bezüglichen Beobachtungen (vgl. namentlich *Podocoryne*, *Dendroclava*, *Dicoryne*, *Clava* ♂, *Cordylophora*, *Campanularia flexuosa* ♂ und *C. calyculata* ♂) hier noch einmal besonders zu erläutern.

Damit erledigt sich aber auch schon der zweite, gegen den entodermalen Ursprung von Keimzellen angeführte Grund Weismanns; denn sobald einmal eine unzweideutige Tatsache vorliegt, ist es zwecklos zu untersuchen, ob sie vorher mit Recht oder mit Unrecht »unmöglich« erschien. Es sei daher nur der Vollständigkeit halber erwähnt, worin nach Weismann die erwähnte Unmöglichkeit bestehen soll. »Aus allen hier mitgeteilten Daten geht hervor, daß die Keimstätte bei allen heutigen Arten etwas durchaus fest Lokalisiertes ist, und was heißt dies anders, als daß bestimmte Zellgenerationen allein die Fähigkeit besitzen, Geschlechtszellen hervorzubringen, daß somit ein strenges Vererbungsgesetz hier herrscht und nichts weniger als Willkür und Zufall? Wie sollten aber unter solchen Umständen Entodermzellen einer Gonophorenknospe die vererbten Anlagen von Ectodermzellen dieser Knospe übernehmen können?« »Wie und wodurch sollte es nun möglich werden, daß plötzlich die Entodermzelle sich zur Geschlechtszelle dif-

[1] Nur bei *Podocoryne carnea* habe ich ectodermale, aber bereits differenzierte Keimzellen ins Entoderm übertreten sehen; und für *Eudendrium* darf derselbe Vorgang angenommen werden (S. 21, 63).

ferenzierte, wie es bisher die Ectodermzelle getan hatte? Es ist nicht zuviel gesagt, wenn man etwas Derartiges geradezu als unmöglich bezeichnet. Wenn also im Entoderm der betreffenden Gonophorenknospe Zellen die Eigenschaft zeigen, sich zu Keimzellen zu differenzieren, so ist der Schluß unabweislich, daß sie vom Ectoderm aus eingewandert sein müssen, mag dies durch Beobachtung bestätigt werden können, oder nicht« (Nr. 70, S. 288, 289).

Ich halte diese Deduktion schon an sich nicht für so zwingend, daß sie der bestätigenden Beobachtung entraten könnte; und wenn dabei die besprochene angebliche Determination der Keimzellen die Hauptrolle spielt, die nur aus ungenügend gestützten und unschwer zu widerlegenden Annahmen gefolgert wurde, so ist es offenbar, daß alle diese nunmehr hinfälligen Erwägungen hätten vermieden werden können, wenn der Beobachtung mehr Gewicht und der Vortritt vor der Spekulation eingeräumt wäre. — Nachdem die unmittelbare Beobachtung gezeigt hat, daß die Keimzellen der Hydropolypen ohne sichtbare Regel bald im Ectoderm, bald im Entoderm entstehen, ist die hypothetische Annahme einer Einwanderung von ectodermalen Keimzellen in das Entoderm unbegründet und überflüssig.

Wanderung der Keimzellen. Daß die Keimzellen bei vielen Hydropolypen entfernt von ihrer Reifungsstätte entstehen und daher diese nur durch eine Wanderung erreichen können, war schon manchen älteren Beobachtern bekannt (Schulze, van Beneden, Fraipont, Goette, Kleinenberg, de Varenne). Das Neue in Weismanns Hypothese war, daß die Keimstätten anfangs mit den Reifungsstätten zusammenfielen, und sich erst durch phyletische centripetale Verschiebung von diesen entfernt hätten, so daß die Keimzellen ihr Ziel nur durch eine wesentlich aktive und durch einen ihnen innewohnenden Instinkt dirigierte Rückwanderung erreichen könnten. Nun bin ich aber schon bei der Untersuchung von *Podocoryne* zu dem Ergebnis gekommen, daß die Wanderung wesentlich passiv vor sich gehe, und daß, wenn auch gelegentlich eine aktive Bewegung der Keimzellen hinzukomme, ihr die bestimmte Direktion durch die umgebenden Teile (Formbedingungen) vorgeschrieben werde. Im weiteren Verlauf meiner Untersuchungen habe ich dies für *Corydendrium*, *Dicoryne*, *Hydractinia*, *Cordylophora*, *Gonothyraea* und *Obelia* bestätigen können, woraus sich schon in recht umfassendem Maße Argumente gegen die Annahme des fraglichen Instinkts ergaben.

Es haben sich aber noch andre Tatsachen hinzugefunden, die mit

jenem hypothetischen Instinkt unvereinbar sind, vor allem das so häufige vorkommende Fehlgehen und Zurückbleiben der Keimzellen (vgl. *Podocoryne* S. 26, *Pennaria* S. 48, *Eudendrium* S. 63, *Clava* S. 80, 82, *Sertularia* S. 120, *Aglaophenia* S. 160, *Campanularia flexuosa* S. 206, *C. verticillata* S. 182, *C. calyculata* S. 201, *Eucopella* S. 195, *Gonothyraea* S. 212), namentlich wenn es wie bei *Aglaophenia* ganz regelmäßig und massenhaft erfolgt[1]. — Ferner wird der die Keimzellen dirigierende Instinkt dadurch diskreditiert, daß sie das ihnen angeblich gesteckte Ziel, nämlich die Einbettung ins Ectoderm normalerweise oft gar nicht erreichen, indem sie im Entoderm bleiben (*Corydendrium* S. 61, *Eudendrium* S. 64, *Clava* S. 86, *Coryne* S. 92, *Sertularella* S. 142, *Campanularia flexuosa* S. 206, *Obelia* S. 238), oder doch nur wieder auf ganz passivem Wege ins Ectoderm gelangen (*Hydractinia* S. 73, 75, *Sertularia* S. 117, *Diphasia* S. 130, *Plumularia* S. 146, 151, *Aglaophenia* S. 165, *Halecium* S. 173, *Gonothyraea* S. 214, 222).

Und zwar ist dies um so bemerkenswerter, als nach Weismann, der nur für *Corydendrium* und *Sertularella* ein Zurückbleiben der Keimzellen im Entoderm zugesteht, die allgemeine Rückwanderung der entodermalen Keimzellen ins Ectoderm des Manubrium oder eines homologen Teiles eine Hauptstütze der Hypothese von der Keimstätte-Verschiebung sein soll. Denn diese »stete Rückkehr« der Keimzellen an denselben, an sich gar nicht irgendwie bevorzugten Platz lasse sich gar nicht anders verstehen, als daß dieser die ursprüngliche Keimstätte bedeute, weshalb die Wanderung »in dem interessanten Licht rein phyletischer Reminiszenzen erscheine« (Nr. 70, S. 231, 242, 270). Leider beruht aber diese ganze Rückwanderungstheorie, wie oben gezeigt wurde, auf irrigen Annahmen und ist daher nicht aufrecht zu erhalten.

Überhaupt habe ich einen anscheinend aktiven Übertritt aus dem Entoderm in das Ectoderm nur bei einigen Hydromedusen (*Podocoryne*, *Syncoryne*, *Bougainvillea*) gesehen; wollte man also für diesen Vorgang auch einen Instinkt zugestehen, so würde er sich doch nur am Schluß der vorher passiv dirigierten Wanderung der Keimzellen und bloß an wenigen Endformen der Stammesentwicklung betätigen, während die sämtlichen übrigen und gerade älteren Geschlechtsindividuen der Hydropolypen für die Supposition eines ähnlichen hypothetischen Instinkts keinerlei Handhabe bieten. Unter diesen Umständen hat es aber natürlich keinen Sinn, auf der Zulässigkeit der Hypothese bei jenen drei erst-

[1] Nach Weismann »gehört es zu den größten Seltenheiten, daß eine Keimzelle unterwegs stecken bleibt« (Nr. 70, S. 276).

genannten Medusen zu bestehen. Daß aber die letzteren gerade Endformen in der bezeichneten Stammesentwicklung sind, richtet unsre Aufmerksamkeit auf das eigentlich ausschlaggebende Moment in dieser ganzen Frage.

Alle auf die centripetale Keimstätte-Verschiebung bezüglichen Hypothesen und Erklärungen Weismanns, von denen hier nur die wichtigsten zur Sprache gebracht sind, gehen immer von der Voraussetzung aus, daß die Medusen die ältesten der hier betrachteten Geschlechtsindividuen sind, von denen alle übrigen abstammen. Wir sahen, daß diese phylogenetische Vorstellung durch alles andre, nur nicht durch eine systematisch durchgeführte vergleichende Entwicklungsgeschichte gewonnen wurde, und daß die letztere als maßgebende Quelle der Phylogenie jene Voraussetzung widerlegt und gerade die umgekehrte Stammreihe der Hydropolypen als die tatsächliche bezeugt (S. 269, 278). Die ältesten Geschlechtsindividuen dieser Reihe sind nicht die Medusen, sondern die einfachsten Gonanthen, in die die Keimzellen aus dem nächsten Hydranthen einwandern. In diesem liegt also die älteste Keimstätte, und die tatsächlich zu beobachtende Wanderung der Keimzellen ist folglich keine Rückwanderung zu einer angeblichen ersten Ursprungsstätte, sondern stets nur eine einfache, centrifugale Auswanderung aus der wirklichen ersten Keimstätte im Hydranthen in die aus ihm gerade hervorknospenden Gonanthen. Dabei ist also eine »phyletische Reminiszenz« ausgeschlossen und überhaupt jeder hypothetische Instinkt überflüssig; denn indem die Keimzellen nur der Wachstumsbewegung der in die Knospe einrückenden Zellenmassen folgen, erreichen sie in der ganz überwiegenden Mehrzahl der Fälle, nämlich in allen nicht medusoiden Geschlechtsindividuen, schon mit dem Eintritt in die Knospe ihr Ziel, da selbst der Übertritt der entodermalen Keimzellen ins Ectoderm nur passiv erfolgt.

Die Wanderung der Keimzellen der Hydropolypen vollzieht sich entweder ganz passiv durch die Wachstumsbewegung des sie enthaltenden Ectoderms oder Entoderms, oder nur teilweise aktiv, wobei sie jedoch durch die Formbedingungen dirigiert wird, die in den umgebenden Teilen enthalten sind. Für die Annahme eines die Wanderung regelnden und richtenden Instinkts der Keimzellen fehlt jede Veranlassung.

Es bleibt hier aber noch ein Punkt zu erörtern übrig. Aus der von Weismann aufgestellten Phylogenese der Hydropolypen folgt notwendig, daß der von ihm angenommenen centripetalen Verschiebung

der Keimstätte eine entgegengesetzte phyletische Bewegung derselben vorausgegangen sein mußte, die er auch in der Tat einmal kurz erwähnt, aber später nicht mehr beachtet hat (Nr. 70, S. 257, 258). Da nämlich nach seiner Annahme die Hydromedusen mit ihrer ursprünglich im Manubrium gelegenen Keimstätte direkt aus Hydranthen mit einer cönosarkalen Keimstätte hervorgingen, müßte diese letztere während der Medusenbildung aus dem Hydranthenstiel centrifugal in das Hypostom oder das angebliche spätere Manubrium vorgerückt sein, ehe die eigentliche Keimstätte-Verschiebung in umgekehrter, centripetaler Richtung begann (vgl. S. 260). Für diese hypothetische erste Keimstätte-Verschiebung ist allerdings eine Erklärung überhaupt nicht versucht worden; diese wäre aber auch überflüssig gewesen. Denn nachdem es sich herausgestellt hat, daß die Hydromedusen überhaupt nicht modifizierte Hydranthen, sondern die Endglieder einer langen Entwicklungsreihe von Gonanthen sind, läßt sich jene hypothetische centrifugale Keimstätte-Verschiebung aus dem Hydranthenstiel in das Hypostom ebensowenig aufrecht erhalten wie die von Weismann ausführlich erörterte centripetale Verschiebung.

Mit diesen negativen Ergebnissen ist aber allerdings nicht jede Art von Keimstätte-Verschiebung bei den Hydropolypen in Abrede gestellt; denn die längst bekannte Tatsache, daß bei jenen Tieren die Keimzellen bald an der Reifungsstätte, bald entfernt davon entstehen und dann zu ihr hinwandern müssen, kann selbstverständlich auch so ausgedrückt werden, daß es dort räumlich verschiedene Keimstätten gibt, und daß angesichts des anerkannten phyletischen Zusammenhangs aller Hydropolypen jener Wechsel durch eine phyletische Verlagerung der Keimstätte verursacht sein muß. Dadurch wird freilich das unzweifelhafte Verdienst Weismanns, diese merkwürdige Tatsache zuerst bestimmt hervorgehoben und formuliert zu haben, in keiner Weise beeinträchtigt. Dagegen divergiert das, was jetzt, auf Grund der vorausgeschickten Untersuchungen über die Stammesgeschichte der Hydropolypen, über den wirklichen Hergang jener phyletischen Verlagerung gesagt werden kann, vollständig mit jeder der beiden Weismannschen Keimstätte-Verschiebungen.

Die ältesten, mit den einfachsten Gonanthen ausgestatteten Hydropolypen besitzen die Keimstätte im Stamm oder den Zweigen, die jüngeren Formen im allgemeinen schon in den Gonanthen oder den Medusenknospen, also der Reifungsstätte näher, und zuletzt in dieser selbst.

Diese Keimstätte-Verschiebung bewegt sich also von Anfang an nur in einer Richtung, nämlich distalwärts oder centrifugal, und zwar durch die ganze Reihe der Hydropolypen, von den bezeichneten ältesten Formen an bis zu den Medusen erzeugenden jüngsten Formen hinauf. Diese Verschiebung hat also nur die centrifugale Richtung mit der ersten Keimstätte-Verschiebung Weismanns, den Weg dagegen, wenigstens im allgemeinen, mit seiner zweiten Verschiebung gemein, und unterscheidet sich folglich von jeder von beiden grundsätzlich. Dieser Unterschied wird noch dadurch verschärft, daß tatsächlich zweierlei Keimstätten, ectodermale und entodermale, nebeneinander bestehen, und zwar schon in den ältesten Formen (*Corydendrium* — entodermal, *Eudendrium* — ectodermal u. a.), so daß die nachweisbare Verschiebung eben auch zwei verschiedene Ausgangspunkte hatte.

Noch in einem andern Punkte weiche ich von der Auffassung Weismanns hinsichtlich der Keimstätte-Verschiebung ab. Sie soll nämlich auf ihrem centripetalen Wege »im allgemeinen der Rückbildung der Medusen zu Gonophoren und Sporophoren parallel verlaufen« (Nr. 70, S. 285), so daß der Abstand zwischen der Keim- und der Reifungsstätte zunähme, je einfacher die Gonanthen würden, und abnähme, je näher sie den Medusen ständen, bei denen Keim- und Reifungsstätte zusammenfielen. Nur die weibliche *Podocoryne* hätte ihre Keimstätte bereits vorgeschoben, aber nicht über die Medusenknospe hinaus (a. a. O. S. 228, 286), wogegen kein gänzlich zurückgebildetes Gonophor die Keimstätte in sich selbst enthielte (a. a. O. S. 287). — Wenn dies alles richtig wäre, so müßten die sich daraus ergebenden allgemeinen Regeln auch für die von mir vertretene centrifugale Keimstätte-Verschiebung gelten; denn die Parallele bleibt dieselbe, in welcher Richtung der Abstand zwischen Keim- und Reifungsstätte und gleichzeitig der Bau der Geschlechtsindividuen wechseln.

Nun liegt es aber auf der Hand, daß ich jene Parallele schon deshalb nicht bestätigen kann, weil meine Beobachtungen über den Bau der Geschlechtsindividuen und über die Ausdehnung der Keimstätte von den Angaben Weismanns in den meisten Fällen beträchtlich abweichen. So finde ich, daß unter neun vollkommenen Medusen-Arten vier (*Podocoryne, Syncoryne, Bougainvillea, Obelia longissima*) Keim- und Reifungsstätte nicht vereinigt haben, und daß zudem die weibliche Keimstätte von *Podocoryne* und *Obelia* außerhalb der Medusenknospe und von der Reifungsstätte ebenso weit entfernt liegt wie bei den Polypen mit den einfachsten und ältesten Gonanthen (*Corydendrium, Dicoryne*

u. a.). Anderseits stehen unter allen Gonanthen der Athecata diejenigen von *Cordylophora* den Medusen am nächsten, während die Keim- und die Reifungsstätte in derselben Art den größten Abstand voneinander zeigen. Endlich fällt gerade bei den einzigen wirklich zurückgebildeten und von den Medusen am meisten entfernten Gonanthen von *Coryne* und *Sertularella* die Keimstätte größtenteils mit der Reifungsstätte zusammen.

Schon diese wenigen Beispiele offenbaren so radikale Widersprüche gegen die angebliche Parallele zwischen Keimstätte-Verschiebung und Stammesentwicklung der Geschlechtsindividuen, daß es unmöglich erscheint, von bloßen Ausnahmen einer Regel zu sprechen. Diese wird überdies durch die häufigen und bedeutenden Gegensätze zwischen den beiden Geschlechtern derselben Art durchbrochen; denn gleiche männliche und weibliche Keimstätten in gleicher Ausdehnung (gleiche Keimzonen) kann ich mit Sicherheit nur für *Tubularia*, *Eudendrium* und *Coryne* angeben. Kurz — nach meinen Befunden verlief die centrifugale Keimstätte-Verschiebung bei den Hydropolypen ganz unregelmäßig und keineswegs parallel zur Stammesgeschichte der Geschlechtsindividuen.

Damit ist aber nicht gesagt, daß die centrifugale Keimstätte-Verschiebung in gar keiner Beziehung zur Phylogenese der Geschlechtsindividuen stehe; nur ist dieser Zusammenhang ein ganz andrer als bisher angenommen wurde und ohne jede Hypothese aus der vergleichenden Entwicklungsgeschichte zu entnehmen.

Nach der voranstehenden Untersuchung besteht jene Verschiebung in der Hauptsache darin, daß die Keimstätte im Beginn der Phylogenese der Geschlechtsindividuen sich außerhalb der letzteren, später dagegen in ihnen selbst befindet (cönogone, blastogone Keimstätte — Weismann). Auf den ersten Blick erscheint es nun einigermaßen widerspruchsvoll, daß gerade die ältesten, ursprünglichen Geschlechtsindividuen der Hydropolypen ihre Keimzellen gar nicht selbst erzeugen, sondern nur von außen aufnehmen. Bei näherem Zusehen wird dies aber ganz verständlich.

Wie ich bereits ausführte (S. 282), läßt sich aus der vergleichenden Entwicklungsgeschichte unsrer Tiere mit großer Evidenz erschließen, wie es überhaupt zum Dimorphismus der Hydropolypenstöcke kam. Ein fertiger Hydranth wird durch eine in ihm auftretende Keimbildung nicht verändert; auch die an ihm entstehenden Knospen werden zu eben solchen Hydranthen, falls ihre Entwicklung sich vollendet, bevor sie Keimzellen produzieren oder aufnehmen. Erst wenn die Hydranthen-

knospen der ältesten Hydropolypen (*Corydendrium, Dicoryne*) im Bereich der cönogonen Keimstätte ihres Trägers entstehen und dabei gleich im Beginn ihrer Entwicklung Keimzellen aus jener Keimstätte aufnehmen, verwandeln sie sich durch die Unterdrückung der Mund- und Tentakelbildung in Gonanthen, sowie ihre Träger unter ähnlichen Umständen zu mehr oder weniger vollständigen Blastostylen werden (*Eudendrium, Podocoryne*). Die cönogone Keimstätte ist nicht die Folge einer Beschleunigung der Keimreife (Nr. 70, S. 229, 234, 263), sondern umgekehrt das ursprüngliche Gegebene und zugleich die Ursache der ersten Gonanthenbildung.

Später emanzipierte sich die Bildung der Gonanthen und andrer Keimträger von dem unmittelbaren Einfluß der Keimzellen, wie es besonders gut die sterilen Geschlechtsknospen von *Gonothyraea* und die Medusenknospen mit ganz später Keimbildung beweisen. Daneben blieb aber die cönogone Keimbildung ohne jede Regel bis in die Reihen der Medusen bestehen (*Podocoryne, Campanularia calyculata, Obelia longissima*), wogegen sie in andern Fällen schon bei Gonanthen-bildenden Formen durch eine blastogone Keimbildung abgelöst wurde (*Clava, Coryne, Sertularella*). Aber gerade diese Inkongruenz zwischen Keimstätte-Verschiebung und dem phyletischen Entwicklungsfortschritt der Keimträger führte schließlich doch eine bestimmte Beziehung zwischen ihnen herbei. Infolge der Unabhängigkeit beider Vorgänge voneinander konnte eine wirkliche oder relative Verzögerung in der Differenzierung der cönogonen Keimstätte Platz greifen, so daß die Keimzellen in die vorher selbständig entstandenen und mehr oder weniger fertigen Geschlechtsindividuen nicht mehr passiv eingeführt werden konnten; wie denn die völlig sterilen Keimträger von *Gonothyraea* zum Teil sicher darauf zurückzuführen sind. Dies bedeutet aber eine Gefahr für die Erhaltung der Art, der dadurch begegnet wurde, daß die Keimträger, statt auf die unsichere cönogone Keimstätte angewiesen zu sein, eine eigne blastogone Keimstätte erhielten. Die Ursachen dieses Wechsels lassen sich zunächst noch nicht angeben; unzweifelhaft war es aber notwendig, daß die Keimträger, nachdem ihre Entstehung von der cönogonen Keimstätte unabhängig geworden war, früher oder später eine blastogone Keimstätte erwarben.

Auch darüber, wie sich dieser Wechsel vollzog, findet sich eine genügende Auskunft in der unmittelbaren Beobachtung, ohne daß man zu irgendwelchen Hypothesen zu greifen nötig hätte. Es ist eben nicht richtig, daß bei den verschiedenen Hydropolypen lediglich ein Lagewechsel von streng lokalisierten Keimzonen nachweisbar ist (S. 293). Ich

fand vielmehr in zahlreichen Fällen nicht nur unbestimmt ausgedehnte, sondern auch in verschiedene Abschnitte gesonderte Keimzonen. Um diese richtig zu deuten, hat man nur im Auge zu behalten, daß bei der centrifugalen Verschiebung die primäre cönogone Keimstätte naturgemäß stets früher erscheint als die sekundäre blastogone Keimstätte. Danach können ungefähr drei Kategorien von weiter ausgedehnten Keimzonen unterschieden werden.

1) Die ältesten cönogonen Abschnitte der Keimstätte treten zuerst auf und sind die umfänglichsten, die blastogonen Keimzellen erscheinen später und spärlicher (*Dicoryne, Gonothyraea*); dies wäre der Anfang einer centrifugalen Ausdehnung der ursprünglichen cönogonen Keimstätte. 2) Cönogone und blastogone Abschnitte sind annähernd gleich bemessen (*Hydractinia* ♂, *Clava* ♀, *Obelia longissima*), d. h. die blastogone Keimbildung hat sich merklich verstärkt. 3) Die cönogonen Abschnitte sind nur noch durch spärliche, aber früh entstehende größere Keimzellen gekennzeichnet, die ihr Ziel wohl meist nicht erreichen, abortieren, also den degenerierenden cönogonen Rest der im übrigen ganz in die Knospe vorgeschobenen Keimstätte darstellen (*Pennaria*). Es folgen dann die blastogonen Keimstätten mit ähnlichen Abstufungen (*Coryne, Syncoryne*) bis zur ganz späten, mit der Reifungsstätte zusammenfallenden Keimstätte. —

Diese Erscheinungen beweisen, daß die Verschiebung, soweit sie in derselben Körperschicht vor sich geht, wirklich auch von derselben Keimstätte ausgeführt wird, und daß sie genau genommen nicht als ein einfaches Vorrücken zu denken ist, sondern so, daß die älteren und früheren cönogonen Abschnitte der Keimstätte sich in dem Maße wirklich zurückbilden, als die jüngeren blastogonen Abschnitte sich stärker entwickeln.

Eine Änderung dieses Verhaltens zeigt sich nur dort, wo die Keimbildung auf eine andre Körperschicht, z. B. bei den männlichen *Gonothyraea* vom Entoderm auf das Ectoderm übergreift, was, wie wir sahen (S. 294), die vollgültigste Widerlegung der besprochenen Determinationstheorie liefert und ferner den Schluß gestattet, daß die blastogonen Keimzellen unter dem Einfluß der sie einschließenden Geschlechtsindividuen entstehen. Dann zeigt sich uns der merkwürdigste Wechsel im Kausalzusammenhang der Erscheinungen: die cönogone Keimstätte, die anfangs die Entstehung der Gonanthen hervorrief, büßt diese Wirkung allmählich ein, und die selbständig gewordenen Keimträger erzeugen ebenso allmählich eine eigne blastogone Keimstätte, während die cönogone, ursprüngliche abortiert. Es ist dies, wie mir scheint,

ein treffendes Beispiel für die in der individuellen Entwicklung fortschreitende »Korrelation« der Teile, über die ich mich schon vor Jahren aussprach (Nr. 27), deren weitere Erörterung jedoch ebenso wie diejenigen vieler andrer Schlußfolgerungen aus der vorgetragenen Entwicklungsgeschichte der Hydropolypen hier nicht am Platze ist.

Nur noch eine solche allgemeine, aber doch auf die Hydropolypen beschränkte Frage sei hier noch kurz berührt: wie stellt sich der altbekannte Generationswechsel dieser Tiere im Lichte der neuen Beobachtungen dar?

Bei der Beantwortung dieser Frage werde ich mich auf das Nächstliegende beschränken. — Mit Recht hat Weismann (Nr. 70, S. 293) die Ansicht de Varennes zurückgewiesen, daß alle bisher so genannten »Geschlechtsindividuen« der Hydropolypen nur ungeschlechtliche Brutträger und die keimbildenden Hydranthen allein die echten Geschlechtstiere wären und daß folglich ein Generationswechsel dort gar nicht bestände (Nr. 67, S. 682). Denn die Voraussetzung de Varennes von der durchgängigen cönogonen Keimstättebildung ist eben nicht richtig. Aber auch die Argumente Weismanns für die Berechtigung des Namens »Generationswechsel« in der Fortpflanzungsgeschichte aller Hydropolypen sind nicht einwandfrei. Er geht davon aus, daß der Dimorphismus dieser Tiere mit einem Wechsel von sterilen Hydranthen und keimbildenden Medusen begonnen habe, worauf ein Teil der letzteren im Zusammenhang mit ihrer Rückbildung zu Gonanthen usw., also sekundär die eigne Keimbildung zugunsten einer cönogonen aufgegeben hätte. Ist nun jene ursprüngliche, gegenwärtig teilweise noch bestehende Fortpflanzung ein echter Generationswechsel, so könne auch deren sekundäre Modifikation um so eher denselben Namen behalten, als es nicht wohl anginge, in solchen Arten, die neben blastogonen männlichen Geschlechtsindividuen weibliche mit cönogoner Keimbildung erzeugten (vgl. *Clava*, *Podocoryne*, *Campanularia calyculata*), den männlichen Stöcken einen Generationswechsel zuzuschreiben, den gleichgebauten weiblichen dagegen abzusprechen.

Nun sind aber die genannten Voraussetzungen Weismanns, wie wir gesehen haben, nicht richtig und vielmehr in ihr Gegenteil zu verwandeln. Die merkwürdige Fortpflanzung der meisten Hydropolypen, deren Hydranthen Keime erzeugen aber nicht zur Reife bringen, sondern auf andre, selbst nicht keimbildende Individuen übertragen, ist eben tatsächlich die ursprüngliche Fortpflanzungsweise der dimorphen

Hydropolypen, und der Wechsel völlig steriler Hydranthen und andersgebauter echter Geschlechtstiere oder das, was man seit jeher unter dem Generationswechsel der Hydropolypen verstanden hat, ist bloß eine sekundäre, letzte Modifikation jenes älteren Zustandes. Wenn also Weismann nach seinen Voraussetzungen im Recht war, daß er den angeblich ursprünglichen echten Generationswechsel auch nach der vermeintlichen Umwandlung der blastogonen Stöcke in rückgebildete cönogone fortdauern läßt (sowie man auch in der Systematik die noch so sehr rückgebildeten Formen den typischen Stammformen unterordnet) so liegt die Frage jetzt gerade umgekehrt: Kann man jene, nach meinen Beobachtungen ursprüngliche Fortpflanzungsweise einen Generationswechsel nennen, obwohl sie sich erst durch eine eingreifende Abänderung in den bekannten echten Generationswechsel verwandelte?

Nun steht ja der Begriff des Generationswechsels nicht so fest, daß nicht recht verschiedene Fortpflanzungsarten, sobald sie nur mit morphologisch und in der Fortpflanzung irgendwie verschiedenen Individualformen verbunden sind, gleicherweise mit jenem Namen bezeichnet werden könnten. Insofern könnte die Fortpflanzungsweise aller dimorphen Hydropolypen schlechtweg als ein Generationswechsel gelten; nur kämen dabei die erörterten Verschiedenheiten jener Fortpflanzung — mit cönogoner und mit blastogoner Keimbildung — überhaupt nicht in Betracht. Diese Verschiedenheit dürfte aber zweifellos bedeutsamer erscheinen als die Berechtigung eines gemeinsamen Namens für die Gesamtheit der fraglichen Erscheinungen. Denn die Hydranthen mit cönogonen Keimstätten können doch nicht als sterile Individuen aufgefaßt werden wie die Träger der blastogonen Geschlechtsindividuen; und dies um so weniger, als sie bis zur Abgabe ihrer sämtlichen Keimzellen sich von einer keimbildenden Hydra nicht unterscheiden und phylogenetisch nur eine Wiederholung derselben sind (vgl. namentlich die unverzweigten Hydranthen von *Podocoryne* und *Clava*). Anderseits sind die vollkommenen blastogonen Geschlechtsindividuen grundsätzlich von den an sich sterilen und nur cönogone Keime aufnehmenden Keimträgern verschieden. Kurz — die ursprünglich keimbildenden Hydranthen sind weder »Ammen«, wie die sterilen medusenzeugenden Hydranthen, noch sind ihre medusoiden oder nicht medusoiden Keimträger wahre Geschlechtstiere wie die blastogonen Keimträger.

Wollte man nun aber diesen Tatsachen terminologisch Ausdruck geben, so stößt man wieder auf die von Weismann hervorgehobene Schwierigkeit, daß beide Kategorien der Fortpflanzung nicht selten in einer und derselben Art nebeneinander vorkommen, und man ver-

nünftigerweise deren männlichen und weiblichen Individuen nicht eine verschiedene Fortpflanzungsweise zuschreiben könnte.

Dieser Konflikt theoretischer und praktischer Forderungen ist es aber gerade, worauf ich bei dieser Diskussion hinaus wollte. Er ist gleichbedeutend mit dem von mir schon mehr als einmal hervorgehobenen Konflikt zwischen Geschichte und Systematik der Tiere (Nr. 30, S. 365, Nr. 31, S. 22). Der einzelne Fortschritt in der Phylogenese der Tiere erreicht im allgemeinen noch nicht einmal den Wert eines Artunterschiedes; solche ununterbrochen aneinandergereihten Entwicklungsstufen einer phyletischen Gruppe können also niemals wirklich systematisch angeordnet werden, da hierzu außer den Artunterschieden notwendig noch die stetig zunehmenden Unterschiede der Gattungen, Familien usw. gehören. Diese systematischen Unterschiede ergeben sich vielmehr bloß aus unsrer Unkenntnis der die Gattungen usw. verbindenden, ausgestorbenen Formen, so daß die historische Untersuchung über den Zusammenhang der Tiere, die jene Lücken unsrer Kenntnisse auszufüllen bemüht ist, gleichzeitig daran arbeitet, die notwendigen Voraussetzungen der praktisch unentbehrlichen Systematik zu beseitigen. Mit andern Worten: das ungewollte Ziel der historischen Forschung ist die Aufhebung des Systems, und die Existenzfähigkeit des letzteren hängt wiederum davon ab, daß der natürliche und wirkliche Zusammenhang der verglichenen Formen nicht vollständig aufgedeckt wird.

Auf Grund dieser Erwägung ergibt sich für die oben gestellte Frage folgendes. Die Fortpflanzung der Hydropolypen mit blastogoner Keimbildung und echtem Generationswechsel ist so sehr von demjenigen mit cönogoner Keimbildung und zugleich ihren Vorstufen verschieden, daß auch eine terminologisch-systematische Unterscheidung beider zweifellos stattfände, wenn die zahlreichen Übergänge von der Vorstufe zur Endstufe unbekannt wären, und ihre Extreme unvermittelt einander gegenüberständen. Der Mangel einer trennenden Lücke in dieser unsrer Kenntnis hindert aber die systematische Betrachtung an jener Unterscheidung und befürwortet vielmehr die Zusammenfassung beider Kategorien unter einen, freilich recht verallgemeinerten Begriff des Generationswechsels. Auf der andern Seite muß die historische Betrachtung jene Unterschiede um so mehr berücksichtigen, als sie bei der richtigen Einordnung in eine fortlaufende Entwicklungsreihe als Vorstufen und Folgen den Zusammenhang des Verschiedenen erst ganz hervortreten lassen. Und daher ist es keineswegs gleichgültig, ob man alle diese Stufen unter einen halbschematischen Begriff zu-

sammenfaßt, oder ihrer historischen Stellung in der Phylogenese Ausdruck gibt.

Wenn es also für eine mehr oder weniger systematische Übersicht der Hydropolypen genügen mag, ihre gesamte Fortpflanzung als Generationswechsel zu bezeichnen, so verlangt eine phylogenetische Darstellung, daß man dabei die Fortpflanzung mit cönogoner Keimbildung nur als Vorstufe der Fortpflanzung mit blastogoner Keimbildung oder was dasselbe ist, als Vorstufe des eigentlichen Generationswechsels bezeichnet. Daß dabei eine scharfe Abgrenzung fehlt, ist kein Mangel der Phylogenie, sondern gerade ein Erfordernis einer vollkommenen Phylogenie. Anderseits wird die Berechtigung einer Abgrenzung von Vorstufe und Vollendung des Generationswechsels vollends evident, wenn man sich vergegenwärtigt, daß und wie solche Hydropolypen wie *Corydendrium*, nach dem Ausweis der Entwicklungsgeschichte, aus einer Hydra-ähnlichen Urform hervorgegangen sind. Da sie in der cönogonen Keimbildung und der Fähigkeit zur Knospenbildung alles Material zur Metamorphose bereits enthielt, so brauchten dabei nur einige Hydranthenknospen im Bereich der cönogonen Keimstätte zu entstehen (S. 282). Dann erscheint aber der Abstand zwischen jener Urform und *Corydendrium* kaum so groß wie derjenige zwischen *Corydendrium* und etwa *Dendroclava*, und es fehlt daher erst recht ein Motiv, in dieser mit den Hydriden beginnenden geschlossenen Entwicklungsreihe die untere Grenze des Generationswechsels gerade zwischen *Hydra* und *Corydendrium* und nicht vielmehr innerhalb der dimorphen Hydropolypen, zwischen den Formen mit cönogoner und denen mit blastogoner Keimbildung festzusetzen — trotz aller allmählichen Übergänge.

Was aber der Generationswechsel der Hydropolypen lehrt, wiederholt sich vielfältig in ihren übrigen Bildungen. Wo liegt denn die wirkliche Grenze zwischen Medusen und den nicht-medusoiden Keimträgern, zwischen den Keimsäcken und den einfachen Geschlechtsknospen der Thecaphora, zwischen dem einfachsten Innenectoderm und dem Glockenkern usw.? — Trennende Grenzen werden geschaffen durch die Lücken unsrer Kenntnis oder unsrer Erkenntnis; die Entwicklungsgeschichte, die jede Trennung beseitigt, fördert mit den Kenntnissen auch die richtige Erkenntnis.

Litteratur-Verzeichnis.

1. Agassiz, L., Contributions to the Natural History of the Unit. Stat. Am. III, 1860, IV, 1862.
2. Allman, On the Anatomy and Physiology of Cordylophora (Phil. Transact. Roy. Soc. London, 1853).
3. — A Monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids (Ray Soc. 1871, 1872).
4. van Beneden, P. J., Mémoire sur les Campanulaires de la côte d'Ostende (Mém. Acad. roy. Bruxelles, T. XVII. 1844).
5. — Recherches sur l'embryogénie des Tubulaires (Mém. Acad. roy. Bruxelles, T. XVII. 1844).
6. — E., De la distinction originelle du Testicule et de l'Ovaire (Bull. Acad. Belg. 2. sér. 37. 1874).
7. Böhm, Helgolander Leptomedusen (Jen. Zeitschr. f. N. XII. 1878).
8. Brauer, Über die Entstehung der Geschlechtsprodukte und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum (Zeitschr. f. wiss. Zool. LII. 1891).
9. Brooks, The Life-History of the Hydromedusae (Mem. Boston Soc. N. H. Vol. 3. 1886).
10. Bunting, The Origin of the Sex-cells in Hydractinia and Podocoryne, and the Development of Hydractinia (Journ. of Morphol. IX. 1894).
11. Cerfontaine, Recherches expérimentales sur la Régéneration et l'Hétéromorphose chez Astroïdes calycularis et Pennaria cavolinii (Arch. de Biol. 19. 1903).
12. Chun, Coelenterata (Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs II. 2. 1894).
13. — Über den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren (Verh. D. Zool. Ges. 1897).
14. Ciamician, Zur Frage über die Entstehung der Geschlechtsstoffe bei den Hydroiden (Zeitschr. f. wiss. Zool. 30. 1878).
15. — Über den feineren Bau und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum (Zeitschr. f. wiss. Zool. 32. 1879).
16. Claus, Über Halistemma tergestinum (Arb. Zool. Inst. Wien I. 1878).
17. — Beiträge zur Kenntnis der Geryonopsiden- und Eucopidenentwicklung (Arb. Zool. Inst. Wien IV. 1881).
18. Conn, Note from Chesapeake Zoological Laboratory. Development of Tubularia cristata (Zool. Anz. V. 1882).
19. Dendy, On a Free-swimming Hydroid, Pelagohydra mirabilis (Quart. Journ. of Micr. Sc. 46. 1903).
20. Doflein, Die Eibildung bei Tubularia (Zeitschr. f. wiss. Zool. 62. 1897).
21. Fraipont, Recherches sur l'organisation histologique et le dévéloppement de la Campanularia angulata (Arch. zool. éxp. VIII. 1879/80).
22. Gegenbaur, Zur Lehre vom Generationswechsel und der Fortpflanzung bei Medusen und Polypen. 1854.
23. — Versuch eines Systems der Medusen (Zeitschr. f. wiss. Zool. VIII. 1857).
24. — Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 1859.

25. Gegenbaur, Grundriß der vergleichenden Anatomie. 1878.
26. Giard, Sur l'éthologie du Campanularia calyculata Hincks (C. R. Soc. Biol. Paris [10] Tom. 5. 1899).
27. Goette, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875.
28. — Ein neuer Hydroid-Polyp mit einer neuen Art der Fortpflanzung (Zool. Anz. III. 1880).
29. — Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. Vergleichender Teil 1884.
30. — Einiges über die Entwicklung der Scyphopolypen (Zeitschr. f. wiss. Zool. 63. 1897).
31. — Lehrbuch der Zoologie. 1902.
32. — Über die Entwicklung der Hydromedusen (Zool. Anz. 27. 1904).
33. Goto, Die Entwicklung der Gonophoren bei Physalia maxima (Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo X. 1897).
34. Grobben, Über Podocoryne carnea (Arb. Zool. Inst. Wien II. 1875).
35. Haeckel, Das System der Medusen. 1879.
36. Hamann, Der Organismus der Hydropolypen (Jen. Zeitschr. f. Naturw. XV. N. F. VIII. 1882).
37. Hargitt, Chas. W., The Early Development of Eudendrium (Zool. Jahrb. Anat. 20. 1904).
38. — Notes on some Hydromedusae from the Bay of Naples (Mitt. Zool. Stat. Neapel 16. 1904).
39. Harm, Die Entwicklungsgeschichte von Clava squamata (Zeitschr. f. wiss. Zool. 73. 1903).
40. Hartlaub, Beobachtungen über die Entstehung der Sexualzellen bei Obelia (Zeitschr. f. wiss. Zool. 41. 1884).
41. — Die Coelenteraten Helgolands (Wiss. Meeresuntersuch. Biol. Anst. Helgoland N. F. I. 1894).
42. — Die Hydromedusen Helgolands (Wiss. Meeresunters. Biol. Anst. Helgoland N. F. II. 1897).
43. — Zur Kenntnis der Gattungen Margelopsis und Nemopsis (Nachr. Ges. Wiss. Göttingen. 1899).
44. Hertwig, O. und R., Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie. 1878.
45. Hincks, A History of the British Hydroid Zoophytes. 1868.
46. Ishikawa, Über die Abstammung der männlichen Geschlechtszellen bei Eudendrium racemosum Cav. (Zeitschr. f. wiss. Zool. 45. 1887).
47. — Über die Herkunft der weiblichen Geschlechtszellen bei Podocoryne carnea (Zeitschr. f. wiss. Zool. 47. 1888).
48. Kleinenberg, Über die Entstehung der Eier bei Eudendrium (Zeitschr. f. wiss. Zool. 35. 1881).
49. Koch, Vorläufige Mitteilungen über Coelenteraten, (Jen. Zeitschr. f. Naturw. 7. 1873).
50. Kölliker, »Polypen« im Bericht über einige im Herbste 1852 in Messina angestellte vergleichend-anatomische Untersuchungen (Zeitschr. f. wiss Zool. IV. 1853).
51. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spezieller Teil I. 1890.

52. v. Lendenfeld, Über Coelenteraten der Südsee IV. Eucopella campanularia (Zeitschr. f. wiss. Zool. 38. 1883).
53. Maas, Über Bau und Entwicklung der Cuninenknospen (Zool. Jahrb. Anat. 5. 1892).
54. — Die kraspedoten Medusen (Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldtstiftung 1893).
55. Mereschkowsky, Studies of the Hydroidea (Ann. Mag. Nat. Hist. 1878).
56. Metschnikoff, Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren (Zeitschr. f. wiss. Zool. 24. 1874).
57. — Embryologische Studien an Medusen. 1886.
58. Motz-Kossowska, Contribution à la connaissance des Hydraires de la Mediterranée occidentale. I. Hydraires Gymnoblastiques (Arch. zool. éxper. 4. Série III. 1905).
59. Pauly, Untersuchungen über den Bau und die Lebensweise der Cordylophora lacustris (Jen. Zeitschr. Naturw. 36. 1902).
60. Schneider, K., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. 1902.
60a. Schultze, M., Über die männlichen Geschlechtsteile der Campanularia geniculata (Müllers Archiv 1850).
61. Schulze, Fr. E., Über den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris. 1871.
62. — Über den Bau von Syncoryne sarsi und der zugehörigen Meduse Sarsia tubulosa. 1873.
63. Seeliger, Über das Verhalten der Keimblätter bei den Knospen der Coelenteraten (Zeitschr. f. wiss. Zool. 58. 1894).
64. Sigerfoos, A new Hydroid from Long Island Sound (Amer. Natur. 33. 1899).
65. Thallwitz, Über die Entwicklung der männlichen Keimzellen bei den Hydroiden (Jen. Zeitschr Naturw. 18. 1885).
66. Tichomiroff, Zur Entwicklungsgeschichte der Hydroiden (Nachrichten Kais. Ges. Freunde d. Naturw. Moskau Zool. Abt. I. 1887) russ.
67. de Varenne, Recherches sur la reproduction des polypes hydraires (Arch. zool. éxper. II. 1882).
68. Weismann, Zur Frage nach dem Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden. Über den Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden (Zool. Anz. 1880).
69. — Beobachtungen an Hydroid-Polypen III. Die Entstehung der Eizellen in der Gattung Eudendrium (Zool. Anz. 1881).
70. — Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. 1883.
71. Woltereck, Beiträge zur Ontogenie und Ableitung des Siphonophorenstocks (Zeitschr. f. wiss. Zool. 82. 1905).
72. — Bemerkungen zur Entwicklung der Narcomedusen und Siphonophoren (Verh. D. Zool. Ges. 1905).
73. Wulfert, Die Embryonalentwicklung von Gonothyraea loveni (Zeitschr. f. wiss. Zool. 71. 1902).
74. Zoia, On some specimens of Dendroclava dohrni (Ann. Mag. Nat. Hist. IX. 1892).

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE LIBRARY Mass.

Erklärung der Abbildungen.

LS Längsdurchschnitt, *QS* Querdurchschnitt, Vgr. Vergrößerung.

Tafel I.

Alle Figuren beziehen sich auf *Podocoryne carnea* ♀.

Fig. 1. Älteres Blastostyl, *LS*, Vgr. 64; *ks* Medusenknospen.

Fig. 2, 3. Hydranthenköpfchen, *QS*, Vgr. 156; *ec* Ectoderm, *t* Täniole, *mr* Magenrinne des Entoderms, *tl* Tentakel.

Fig. 4. Knospungszone eines Blastostyls, *QS*, Vgr. 440; *ks* Medusenknospen, *ei* Eizellen im Entoderm, *ei'* Eizellen in der Grenzlamelle.

Fig. 5. Stück aus einem gleichen Durchschnitt, Vgr. 440; *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *ei* Eizellen.

Fig. 6—8. Jüngste Medusenknospen, *LS*, Vgr. 440; *ec*, *en*, *ei* wie vorher.

Fig. 9. Junge Medusenknospe, *LS*, Vgr. 440; *b* Blastostyl, *ec*, *en*, *ei* wie vorher.

Fig. 10—12. Drei Längsdurchschnitte einer Medusenknospe, Vgr. 440; 1—4 Durchschnitte der vier Endzipfel der Magenrinne.

Fig. 13. Junge Medusenknospe, *LS*, Vgr. 440; 1, 2 zwei nebeneinanderliegende Endzipfel von Magenrinnen.

Fig. 14. Medusenknospe vor der Entstehung eines Glockenkerns, *QS*, Vgr. 440; *t* Täniolen, *mr* Magenrinnen.

Fig. 15. Junge Medusenknospe, *QS*, Vgr. 440; *ei* Eizellen im Entoderm und im Ectoderm.

Fig. 16. Junge Medusenknospe, *LS*, Vgr. 440; 1, 2 zwei einander gegenüberliegende Endzipfel der Magenrinnen, *gl* Anlage des Glockenkerns.

Fig. 17—19. Drei Längsdurchschnitte einer Medusenknospe, Vgr. 440; *rs* Radialschläuche, *gl* Glockenkern.

Fig. 20—22. Drei Querdurchschnitte einer Medusenknospe, Vgr. 440; *rs* Radialschläuche, *sp* Spadixplatte, *gl* Glockenkern, *t* Täniolen, *mr* Magenrinnen.

Fig. 23. Medusenknospe, *QS*, Vgr. 440; *mr* Magenrinnen, *t* Täniolen im Übergang in die angeschnittene Spadixplatte.

Fig. 24. Seitlicher Längsdurchschnitt einer Medusenknospe, Vgr. 440; *rs* zwei nebeneinanderliegende Radialschläuche.

Fig. 25. Seitlicher Längsdurchschnitt einer Medusenknospe, Vgr. 440; *rs* Radialschlauch in der Längsachse getroffen, *rs'* bloß angeschnitten.

Tafel II.

Alle Figuren beziehen sich auf *Podocoryne carnea* ♀.

Fig. 26—29. Vier Längsdurchschnitte einer Medusenknospe, Vgr. 440; *gl* Glockenkern, rs^1, rs^2, rs^3, rs^4 die in der Schnittserie aufeinanderfolgenden vier Radialschläuche, *mg* Magenentoderm mit Eizellen, *sp* Spadixplatte, *br* Brücke vom Magenentoderm zur Spadixplatte.

Fig. 30. Medusenknospe, *QS*, Vgr. 376; *rs* Radialschlauch, *gl* Glockenhöhle, *g* interradiale Grenzlamelle.

Fig. 31, 32. Zwei Querdurchschnitte einer Medusenknospe, Vgr. 440; *sp* Spadixplatte im Flächenschnitt, *sb* Subumbrellarepithel, *rs* Radialschlauch, *ei* Eizellen in der Einwanderung aus einem Radialschlauch in die Spadixplatte, *t* Täniolen mit Eizellen in ihren Faltenbuchten.

Fig. 33. Medusenknospe, *QS*, Vgr. 376; *gl* Glockenhöhle, *sb* Subumbrellarepithel, *rs* Radialschlauch, *ei* Eizelle im interradialen Außenectoderm.

Fig. 34. Medusenknospe, *LS*, Vgr. 376; *gl* Glockenkern, *rs* Radialschlauch, *sp* Spadixplatte, *br* Brücke von ihr zum Magenentoderm.

Fig. 35. Ältere Medusenknospe, *LS*, Vgr. 376; *gl* Glockenhöhle, *rs* Radialschlauch, *sp* Spadix, *st* Knospenstiel.

Fig. 36. Noch ältere Medusenknospe, *LS*, Vgr. 376; *gl*, *rs*, *sp*, *st* wie vorher, *ec'* Ectoderm des Manubrium mit Eizellen.

Fig. 37. Ältere Medusenknospe, *LS*, Vgr. 376; *gl*, *rs*, *sp*, *ec'* wie vorher, *d* Decke der Glockenhöhle = Anlage des Velum, *mg* Magen.

Fig. 38—40. Drei Querdurchschnitte einer Medusenknospe mitten durch das Manubrium (38), durch dessen Basis (39) und dicht darunter (40), Vgr. 376; *mb* Manubrium, *gl* Glockenhöhle, *sb* Subumbrellarepithel, *sb'* Subumbrellarzipfel, *g* interradiale Grenzlamelle, *rs* Radialschlauch, *rs'* Radialschlauch im Übergang in den Spadix (*sp*), *t* Täniolen, *mr* Magenrinnen.

Fig. 41—43. Drei Querdurchschnitte einer älteren Medusenknospe, Vgr. 376; *gl* Spitze der Glockenhöhle, *mb* Manubrium, *sb* Subumbrellarepithel, *sb'* Subumbrellarzipfel, *rs* Radialschläuche in der Höhe des künftigen Ringkanals, *rs'* Radialschläuche in mittlerer Höhe, *rs''* Radialschlauch im Übergang in den Spadix und die Täniolen *t*, *u* Flügel der Radialschläuche = künftige Umbrellarplatten, *g* interradiale Grenzlamelle.

Fig. 44. Ältere Medusenknospe, *QS*, Vgr. 376; *rs* Radialschlauch im Übergang in die Täniolen *t*, *ei* Eizelle im interradialen Außenectoderm, *ei'* Eizelle im interradialen Magenentoderm.

Fig. 45. Ähnliche Medusenknospe, *QS* durch die Magengegend, Vgr. 376; *mr* Magenrinnen, *t* Täniolen.

Fig. 46. Mittelgroße Medusenknospe, *LS* durch zwei benachbarte Interradien, Vgr. 376; *gl* Glockenhöhle, *sb* Subumbrellarzipfel mit Eizellen, *rs* Radialschlauch, *sp* Spadix, *br* Brücke von ihm zum Magenentoderm.

Tafel III.

Alle Figuren beziehen sich auf *Podocoryne carnea*.

Fig. 47. Mittelgroße ♀ Medusenknospe, *LS*, links beinahe radial, rechts mehr interradial, Vgr. 440; *rs* Radialschläuche, *mg* Magenentoderm, *br* Brücke von ihm zum Spadix (*sp*), *gl* Glockenhöhle, *ei* Eizellen.

Fig. 48. Ältere ♀ Medusenknospe, *QS*, Vgr. 440; *rs* Radialschläuche, *u* deren Flügel, *g* interradiale Grenzlamelle, *sb* Subumbrellarepithel, *gl* Glockenhöhle, *ec'* Ectoderm des Manubrium, *sp* Spadix.

Fig. 49. Manubrium einer älteren ♀ Medusenknospe, *QS*, Vgr. 440; *ec'* Ectoderm des Manubrium, *ov* interradiale Ovarien.

Fig. 50. Ältere ♀ Medusenknospe, *QS*, Vgr. 376; *rs* Radialschlauch, *u* Umbrellarplatte, *rk* Ringkanal, *gl* Glockenhöhle, *x* Anschnitt ihrer Decke.

Fig. 51. Dieselbe Knospe, *QS*, Vgr. 376; *rs*, *u*, *gl* wie vorher, *sb* Subumbrellarepithel, *ec'* Ectoderm des Manubrium mit Eizellen, *sp* Spadix.

Fig. 52. Reife ♀ Medusenknospe, *QS*, Vgr. 376; *u*, *gl*, *sb*, *ec'*, *sp* wie vorher, *rs* Radialkanäle, *ec* Außenectoderm, *tl* Tentakel.

Fig. 53. Ältere Medusenknospe, *LS*, links radial, rechts mehr interradial, Vgr. 376; *rw* Randwulst, *gl* Glockenhöhle, *mb* Manubrium, *v* Anlage des Velum.

Fig. 54. Ähnliche Knospe, *LS*, Vgr. 376; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 55. Etwas ältere Knospe, *LS*, Vgr. 376; *rk* Ringkanal, *rw* Randwulst, *tl* Tentakel, *v* Velum.

Fig. 56. Querdurchschnitt durch die Randwülste einer Medusenknospe, Vgr. 376.

Fig. 57. Querdurchschnitt durch die Basen der Randwülste (*rw*), *ei* Eizelle, Vgr. 376.

Fig. 58. Fertige ♀ Meduse, *LS*, Vgr. 376; *rs* Radialkanal, *rw* Ectoderm der Randwülste, *tl* Tentakel, *mt* Mundtentakel am Manubrium, *p* Sinnespolster, *v* Velum, *st* Stiel, *c* Periderm der Knospe.

Fig. 59. Flächenschnitt durch das Subumbrellarepithel einer älteren Medusenknospe, stark vergrößert; *ir* Ringmuskel, *r* radiale Längsmuskeln.

Fig. 60. Männliche Medusenknospe, *QS*, Vgr. 376; *mr* Magenrinne, *t* Täniolen, *sb* Subumbrellarzipfel, *sp* Keimstätte im Außenectoderm.

Fig. 61. Männliche Medusenknospe, interradialer *LS*, Vgr. 376; *rs* Radialschlauch, *gl* Glockenhöhle, *mb* Manubrium, *sb* Subumbrellarzipfel, *sp* Keimstätte im Außenectoderm.

Fig. 62. Querdurchschnitt des Manubrium einer männlichen Medusenknospe, Vgr. 376; *sp* Spermatoblasten im Ectoderm.

Fig. 63. Freie männliche Meduse, *QS*, Vgr. 226; *ec* Außenectoderm, *u* Umbrellarplatten, *rs'* Radialkanäle, *sb* Subumbrellarepithel, *gl* Glockenhöhle, *sp* interradiale Spermarien im Manubrium-Ectoderm, *t* Täniolen des Spadix.

Tafel IV.

Fig. 64. *Syncoryne sarsi* ♀, jüngste Medusenknospe, *LS*, Vgr. 312; *rs* erste Anlagen der Radialschläuche.

Fig. 65. *Syncoryne sarsi* ♀, junge Medusenknospe, *LS*, Vgr. 312; *gl* Glockenkern, *rs* Radialschlauch, *ei* Eizelle im Magenentoderm.

Fig. 66. *Syncoryne sarsi* ♀, seitlicher *LS*, Vgr. 312; *rs* zwei benachbarte Radialschläuche, *ei* Eizelle im Entoderm des Knospenstiels.

Fig. 67. *Syncoryne sarsi* ♀, ältere Medusenknospe, *LS*, Vgr. 312; *gl* Glockenhöhle, *rs* Radialschlauch, *sp* Spadix, *ei* Eizellen im Entoderm der Brücke vom Magenectoderm zum Spadix.

Fig. 68. *Syncoryne sarsi* ♀, ähnliche Knospe, *LS*, rechts interradial, links radial, Vgr. 226; *gl* Decke der Glockenhöhle, *ec* Scheitelectoderm, *rs* Radialschlauch, *rw* Randwulst, *u* Umbrellarplatte.

Fig. 69. *Syncoryne sarsi* ♀, Manubrium einer älteren Medusenknospe, *QS*, Vgr. 312; *ei* Eizelle aus dem Spadix (*sp*) in das Ectoderm des Manubrium (*ec'*) einwandernd.

Fig. 70. *Syncoryne sarsi* ♀, dass., Vgr. 312; *ec'*, *sp* wie vorher, *ei* jüngste Eizellen.

Fig. 71. *Syncoryne sarsi* ♂. Medusenknospe, *QS*. Vgr. 212; *ae* Außenectoderm, *mr* Magenrinne, *k* interradiale Keimstätte in der Faltenbucht der Täniole *t*.

Fig. 72. *Bougainvillea fruticosa* ♀, jüngste Medusenknospe, *LS*. Vgr. 440; *rs* erste Anlagen der Radialschläuche.

Fig. 73. *Bougainvillea fruticosa* ♀. Medusenknospe. *LS*. Vgr. 440; *gl* Glockenkern mit Resten eines Füllgewebes im Innern, *rs* Radialschlauch, *sp* Spadixplatte.

Fig. 74. *Bougainvillea fruticosa* ♀, ältere Medusenknospe, *QS*. Vgr. 440; *rw* umgebogene Randwülste, *tl* Tentakel.

Fig. 75. *Bougainvillea fruticosa* ♀. Querdurchschnitt des Manubrium einer älteren Medusenknospe, Vgr. 440; *ei* Eizellen aus dem Spadix (*sp*) in das Ectoderm des Manubrium (*ec'*) einwandernd.

Fig. 76. *Bougainvillea fruticosa* ♀, Querdurchschnitt des Manubrium einer freien Meduse. Vgr. 440; *ov* interradiales Ovarium im Ectoderm des Manubrium (*ec'*). *t* Täniolen des Spadix.

Fig. 77. *Bougainvillea fruticosa* ♂, ältere Medusenknospe. *LS* des Manubrium. Vgr. 440; *ec'* Ectoderm des Manubrium, *h* Hodenanlage, *u* Umbrellarplatte, *sp* Spadix.

Fig. 78. *Dendroclava dohrni* ♀, junge Medusenknospe. *LS*. Vgr. 376; *gl* Glockenkern, *mr* Magenrinne und *t* Täniole seitlich angeschnitten.

Fig. 79, 80. *Dendroclava dohrni* ♀, zwei Querdurchschnitte einer Medusenknospe, Vgr. 376; *gl* Glockenkernboden, *rs* Radialschlauch, *mr* Magenrinne, *t* Täniolen, *sp* Anschnitt der Spadixplatte.

Fig. 81. *Dendroclava dohrni* ♀, ältere Medusenknospe, *LS*, Vgr. 376; *rw* Randwulst, *rs* Radialschlauch, *sp* Spadixplatte, *ov* Anlage der Ovarien am Boden der Glockenhöhle *gl*.

Fig. 82, 83. *Dendroclava dohrni* ♀, zwei Querdurchschnitte einer noch älteren Medusenknospe, Vgr. 376; *rw* Randwülste, *rk* Ringkanal, *v* Anschnitt des Velum, *tl* radiale Tentakel.

Fig. 84. *Dendroclava dohrni* ♀, Querdurchschnitt des Manubrium einer älteren Medusenknospe, Vgr. 376; *ec'* Ectoderm des Manubrium, *ov* interradiale Ovarien, *t* Täniolen des Spadix.

Fig. 85. *Pennaria cavolinii* ♀, junge Medusenknospe, *LS*, Vgr. 226; *k* Keimstätte im Scheitel des Ectoderms (*ec*), *en* Entoderm.

Fig. 86. *Pennaria cavolinii* ♀, jüngste Medusenknospe. *LS*. Vgr. 226; *ec* Ectoderm mit größeren Eizellen in der Knospe und im Hydranthen.

Fig. 87. *Pennaria cavolinii* ♀. junge Medusenknospe, *LS*, Vgr. 226; *gl* Glockenkern mit Keimstätte, *ae* Außenectoderm mit einer Eizelle, *rs* Radialschlauch.

Fig. 88. *Pennaria cavolinii* ♀, Medusenknospe, *LS*. Vgr. 226; *gl* Glockenkern mit Keimstätte im Grunde, *rs* Radialschlauch, *ec* Ectoderm des Hydranthen mit einer Eizelle.

Fig. 89. *Pennaria cavolinii* ♀, junge Medusenknospe, *QS*, Vgr. 226; *gl* Glockenkern, *rs* solide obere Enden der Radialschläuche, *ae* Außenectoderm mit größeren Eizellen.

Fig. 90. *Pennaria cavolinii* ♀, etwas ältere Medusenknospe, *QS*. Vgr. 226; *gl* Anschnitt des Glockenkernbodens, *rs* Radialschlauch.

Fig. 91. *Pennaria cavolinii* ♀, Ectoderm des Hydranthen mit Eizellen in den Epithelzellen. Vgr. 364.

Fig. 92. *Pennaria cavolinii* ♂, junge Medusenknospe, *LS*, Vgr. 226; *k* Keimstätte im Scheitel des Ectoderm, *rs* Anlagen der Radialschläuche.

Fig. 93. *Pennaria cavolinii* ♂. Medusenknospe, *LS*, Vgr. 226; *ae* Außenectoderm, *sb* Subumbrellarepithel, *h* Hodenanlage im Ectoderm des Manubrium, sp Spadix.

Tafel V.

Fig. 94. *Pennaria cavolinii* ♀, jüngere Umbrella, *QS*. Vgr. 226; *ae* Außenectoderm, *rs* Radialkanal, *u* Umbrellarplatte, *sb* Subumbrellarepithel.

Fig. 95. *Pennaria cavolinii* ♂. ältere Umbrella, *QS*, Vgr. 160; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 96. *Pennaria cavolinii* ♂, ältere Medusenknospe, *LS*, Vgr. 226; *rs* erweitertes oberes Ende eines Radialkanals mit einer Concretion (*x*), *sp* Spadix, *h* Hoden, *sb* Subumbrellarepithel.

Fig. 97. *Tubularia mesembryanthemum* ♀, jüngste Medusenknospe, *LS*, Vgr. 376; *ec* verdickter Scheitel des Ectoderms, *en* Kuppe des Entoderms, *t* rudimentäre Täniolen.

Fig. 98. *Tubularia mesembryanthemum* ♂, junge Medusenknospe, *LS*, rechts interradial, links radial, Vgr. 376; *gl* Glockenkern, *rs* Radialschlauch.

Fig. 99. *Tubularia mesembryanthemum* ♀, junge Medusenknospe, *QS*, Vgr. 376; *ae* Außenectoderm, *gl* Glockenkern, *rs* solide Enden der Radialschläuche.

Fig. 100. *Tubularia mesembryanthemum* ♀, Medusenknospe, *LS*, Vgr. 376; *gl* Glockenkern mit der Anlage des Ovarium im Grunde, *rs* Radialschlauch, *sp* Spadixplatte, *t* rudimentäre Täniole.

Fig. 101. *Tubularia mesembryanthemum* ♀, ältere Medusenknospe, *QS*, Vgr. 376; *rs* Radialschlauch, *sb* Subumbrellarepithel, *ec'* Ectoderm des Manubrium, *sp* Spadix.

Fig. 102. *Tubularia mesembryanthemum* ♀, etwas ältere Medusenknospe, *LS*, Vgr. 156; *rw* Randwulst, *sb* Subumbrellarepithel, *gl* Glockenhöhle, *ec'* Ectoderm des Manubrium mit Eizellen, *mb* nach außen durchgebrochenes Ende des Manubrium.

Fig. 103. *Tubularia mesembryanthemum* ♀, mittelgroße Medusenknospe, *LS*. Vgr. 376; *rs* Radialschlauch, *ec'* Ectoderm des Manubrium mit Eizellen, *sp* Spadix, *t* Täniole.

Fig. 104. *Tubularia mesembryanthemum* ♀, Medusenknospe, *QS*, Vgr. 312; *rs* Radialschläuche, *rs'* ihre interradiale Verbindung, *sb* Subumbrellarepithel, *ec'* Ectoderm des Manubrium, *sp* Spadix.

Fig. 105. *Tubularia mesembryanthemum* ♀, etwas jüngere Medusenknospe, *QS*, Vgr. 312; *rs*, *rs'*, *sb* wie vorher.

Fig. 106. *Tubularia mesembryanthemum* ♀, jüngere Medusenknospe, *QS*, Vgr. 376; *ae* Außenectoderm, *mg* Magenentoderm, *t* Täniolen.

Fig. 107. *Tubularia mesembryanthemum* ♀, ältere Medusenknospe, *QS*, Vgr. 312; *ec'* Ectoderm des Manubrium mit dem Ovarium, *sb* Subumbrellarepithel, *rw* Randwulst, *en* Entoderm der Lappen *l*.

Fig. 108. *Tubularia mesembryanthemum* ♀, noch ältere Medusenknospe,

QS, Vgr. 312; *ae* Außenectoderm, *l* Lappen der Randwülste, *en* innere Entodermschicht, *en'* ihre Fortsätze in die Lappen, *sb* Subumbrellarepithel, *sp* Spadix.

Fig. 109. *Tubularia mesembryanthemum* ♂, reife Medusenknospe, *LS*, Vgr. 312; *ae* Außenectoderm, *en* erweiterte Enden der Radialschläuche, *sb* Subumbrellarepithel, *o* Öffnung der Glocke, *ec'* Ectoderm des Manubrium, *h* Sperma, *sp* Spadix.

Fig. 110. *Tubularia mesembryanthemum* ♂, halbreife Medusenknospe, *LS* seitlich vom Scheitel, Vgr. 312; *ae, en, sb, o, ec', h, sp* wie vorher.

Fig. 111. *Corydendrium parasiticum* ♀, Stamm, *LS*, Vgr. 156; *h* Hydranthenknospe, *en* Entoderm des Stammes.

Fig. 112. *Corydendrium parasiticum* ♀, junger Gonanth, *LS*, Vgr. 156; *en* Entoderm, *ei* Eizellen.

Fig. 113. *Corydendrium parasiticum* ♀, Stamm, *LS*, Vgr. 156; *k* Knospe, *ei* Eizellen im Entoderm des Stammes.

Fig. 114—116. *Corydendrium parasiticum* ♀, Entoderm des Stammes mit in der Bildung begriffenen Eizellen, stark vergrößert.

Tafel VI.

Fig. 117. *Eudendrium rameum* ♀, Gonanth, *LS*, Vgr. 312; *ec* Ectoderm, *en* Entodermschlauch, *ei* Eizelle, *g* Grenzlamelle.

Fig. 118. *Eudendrium rameum* ♂, Gonanth, *LS*, Vgr. 312; *en* Entodermschlauch mit der Hodenmasse *h*.

Fig. 119. *Eudendrium rameum* ♂, Gonanth, *LS*, Vgr. 312; *en, h* wie vorher.

Fig. 120. *Eudendrium rameum* ♂, Gonanth, *LS*, Vgr. 312; *h* Hoden vom Entoderm (*en*) getrennt.

Fig. 121. *Eudendrium racemosum* ♂, Gonanth, *LS*, Vgr. 312; *h* erster ringförmiger Hoden, vom Entoderm (*en*) halb getrennt. *h'* zweiter einseitiger Hoden.

Fig. 122, 123. *Dicoryne conferta* ♀, junge Gonanthenknospen, *LS*, Vgr. 440; *ei* Eizelle im Ectoderm.

Fig. 124—126. *Dicoryne conferta* ♀, ältere Gonanthenknospen, *QS*, Vgr. 440; *ei* 1—3 Eizellen im Ectoderm.

Fig. 127. *Dicoryne conferta* ♀, Gonanth, *LS*, Vgr. 312; wie vorher.

Fig. 128. *Hydractinia echinata* ♂, jüngste Gonanthenknospe, *LS*, Vgr. 440; *en* Entoderm mit dunklen Spermatoblasten.

Fig. 129. *Hydractinia echinata* ♂, Gonanthenknospe, *LS*, Vgr. 440; *en* wie vorher, *ec* verdickter Scheitel des Ectoderms.

Fig. 130. *Hydractinia echinata* ♂, junger Gonanth, *LS*, Vgr. 440; *en* wie vorher, *ie* Innenectoderm, *ae* Außenectoderm.

Fig. 131. *Hydractinia echinata* ♂, junger Gonanth, *LS*, Vgr. 440; *ie* Innenectoderm noch nicht getrennt vom Außenectoderm *ae*.

Fig. 132. *Hydractinia echinata* ♂, Gonanth, *LS*, Vgr. 440; *en* Entoderm mit Spermatoblasten, *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm mit Deckschicht.

Fig. 133. *Hydractinia echinata* ♂, Gonanth, *QS*, Vgr. 440; *h* Hoden, unten noch mit dem Entoderm zusammenhängend, oben von ihm getrennt, *ie* Innenectoderm ohne deutliche Trennung beider Schichten.

Fig. 134. *Hydractinia echinata* ♂, älterer Gonanth, *LS*, Vgr. 440; *h* Hoden vom Entoderm (*en*) getrennt und vom Innenectoderm (*ie*) durchsetzt.

Fig. 135. *Hydractinia echinata* ♂, Stück eines älteren Hodens, stark vergrößert; *sp* Sperma, *f* Füllgewebe.

Fig. 136—138. *Hydractinia echinata* ♀, Gonanthen, *LS*, Vgr. 440; *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm nur teilweise zweischichtig, *ei* Eizellen im Entoderm.

Fig. 139. *Hydractinia echinata* ♀, Gonanth, *QS*, Vgr. 440; *ae* Außenectoderm, *ei* Eizellen vom Innenectoderm (*ie*) umschlossen, *en* Entodermschlauch.

Fig. 140. *Hydractinia echinata* ♀, älterer Gonanth, *QS*, Vgr. 440; Bezeichnung wie vorher.

Tafel VII.

In allen Figuren Vgr. 312.

Fig. 141. *Coryne pusilla* ♀, jüngste Gonanthenknospe, *LS*; *ec* Ectoderm, *en* Entoderm mit verdickter Kuppe.

Fig. 142. *Coryne pusilla* ♀, Gonanth, *LS*; *en* Entoderm, *pe* Parentoderm, *de* Deckepithel.

Fig. 143. *Coryne pusilla* ♀, älterer Gonanth, *LS*; *en* Entoderm mit einer Eizelle (*ei*), *pe* Parentoderm mit Eizellen, *de* Deckepithel.

Fig. 144. *Coryne pusilla* ♀, zwei Längsdurchschnitte eines gleichen Gonanthen; *en* Entoderm, *ei* Eizellen, *pe* Parentoderm, *de* Deckepithel.

Fig. 145. *Coryne pusilla* ♀, älterer Gonanth, *LS*; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 146. *Coryne pusilla* ♀, noch älterer Gonanth, *LS*; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 147. *Coryne pusilla* ♀, Stück aus einem reifen Gonanthen; *ec* Ectoderm, *ei* Eizellen, *pe* Parentoderm, *x* Kerne von Nährzellen.

Fig. 148. *Clava multicornis* ♀, junge Gonanthenknospe, *LS*; *ec* Ectoderm, *ie* Anlage des Innenectoderm, *en* Entoderm, *ei* Eizellen.

Fig. 149. *Clava multicornis* ♀, junger Gonanth, *LS*; *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *en* Entoderm mit Eizellen.

Fig. 150. *Clava multicornis* ♀, dass.; *az* Anlage der Außenzone, sonst wie vorher.

Fig. 151, 152. *Clava multicornis* ♀, dass.; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 153. *Clava multicornis* ♀, dass.; *ie* Innenectoderm, *az* Außenzone, *en* Entodermkuppe.

Fig. 154, 155. *Clava multicornis* ♀, zwei Durchschnitte desselben Gonanthen; *ie* Innenectoderm, *az* Außenzone, die Eizellen blieben außerhalb der Schnitte.

Fig. 156. *Clava multicornis* ♀, Gonanth, *LS*; *ie* Innenectoderm, *az* Außenzone, *en* Entodermkuppe.

Fig. 157. *Clava multicornis* ♀, dass., Schnitt in der Querebene; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 158. *Clava multicornis* ♀, steriler Gonanth, *LS*; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 159. *Clava multicornis* ♀, Gonanth. *LS* in der Querebene; *ie* Innenectoderm, *az* Außenzone.

Fig. 160. *Clava multicornis* ♀, älterer Gonanth, *LS*; *ie*, *az* wie vorher, *en* Entodermkuppe, *ei* Eizellen.

Fig. 161. *Clava multicornis* ♀, älterer Gonanth mit bloß einer Eizelle; *ie*, *az*, *en* wie vorher.

Fig. 162. *Clava multicornis* ♀, älterer Gonanth, *LS*; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 163. *Clava multicornis* ♀, Gonanth mit bloß einer Eizelle, etwas schräg geschnitten; *ie*, *az* wie vorher.

Fig. 164, 165. *Clava multicornis* ♀, zwei jüngere Gonanthen, *QS*; *en* Entodermkuppe zwischen den Eizellen zusammengedrückt.

Fig. 166. *Clava multicornis* ♀, älterer Gonanth, *QS*; *en* Entodermkuppe, *az* Außenzone.

Fig. 167—171. *Clava multicornis* ♀, Stufenreihe der Eibildung im Entoderm der Knospen und des Hydranthen.

Fig. 172, 173. *Clava multicornis* ♂, junge Gonanthen, *LS*; *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *az* Außenzone, *en* Entoderm.

Fig. 174, 175. *Clava multicornis* ♂, etwas ältere Gonanthen, *LS*; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 176. *Clava multicornis* ♂, älterer Gonanth, *LS*; *az* Außenzone, *ie* Innenectoderm = Hodenanlage.

Tafel VIII.

Alle Figuren beziehen sich auf *Cordylophora lacustris*.

Fig. 177, 178. Junge ♀ Gonanthen, *LS*, Vgr. 226; *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *ie* Anlage des Innenectoderms, *ei* Eizellen.

Fig. 179. Älterer ♀ Gonanth, *QS*, Vgr. 190; *ae* Außenectoderm, *en* Entodermröhren, *ie* Innenectoderm, *ei* Eizelle mit Resten von Nährzellen.

Fig. 180—182. Drei Querdurchschnitte desselben ♀ Gonanthen, Vgr. 190; *ae*, *en*, *ie*, *ei* wie vorher, *t* Täniolen, *mr* Rinnen des Basalkelchs.

Fig. 183. Junger ♂ Gonanth, *LS*, Vgr. 226; *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *en* Entoderm.

Fig. 184. Etwas älterer ♂ Gonanth, *LS*, Vgr. 226; *ae*, *ie* wie vorher, *en* erste Einkerbung des Entoderms.

Fig. 185. Noch älterer ♂ Gonanth, *QS*, Vgr. 226; *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *en* Entodermröhren.

Fig. 186. Stück eines reifen ♂ Gonanthen, stark vergrößert; *ae* Außenectoderm, *ie* Füllgewebe des Hodens mit einzelnen Spermatozoen (*sp*).

Fig. 187. Stück des reifenden Hodens, stark vergrößert; *sp* Spermatoblasten, *ie* Lacune mit Füllgewebe.

Fig. 188—190. Entodermbildung weiblicher Gonanthen, aus Schnittserien körperlich rekonstruiert, Vgr. 130; *bs* Basalkelch, *en* Entodermröhren, *ae* Kontur des Außenectoderms.

Fig. 191. Entleerter weiblicher Gonanth, ebenso rekonstruiert, Vgr. 130; *bs* Basalkelch, *en* Reste der Entodermröhren, *ae* Außenectoderm, *p* Periderm, *e* Embryonen.

Fig. 192. Entleerter weiblicher Gonanth, *LS*, Vgr. 130; *bs*, *en*, *ae* wie vorher, *ie* Reste des Innenectoderms.

Fig. 193. Letztes Rudiment eines weiblichen Gonanthen, *LS*, Vgr. 130; *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *en* Entoderm.

Fig. 194. Entodermschlauch eines jungen ♂ Gonanthen, rekonstruiert (s. Fig. 188ff.) Vgr. 130; *bs* Basalkelch, *en* Anlagen von Entodermröhren, *ae* Kontur des Außenectoderms.

Fig. 195—197. Gleiche Rekonstruktion von älteren ♂ Gonanthen, Vgr. 130; *bs* Basalkelch, *en* Entodermröhren und -schläuche, *ae* Kontur des Außenectoderms.

Fig. 198, 199. Hydranthenköpfchen, *QS*, Vgr. 190; *ec* Ectoderm, *t* Täniolen und *mr* Rinnen des Entoderms.

Tafel IX.

Alle Figuren beziehen sich auf *Sertularia argentea* ♀.

Fig. 200. Jüngstes Gonangium, *LS*, Vgr. 130; *ec* Ectoderm, *en* Entoderm.

Fig. 201, 202. Eizellenbildung im Entoderm des Stammes, stark vergrößert.

Fig. 203. Junges Gonangium, *LS*, Vgr. 130; *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte des Gonanthen, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm mit Eizellen.

Fig. 204. Älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 130; *b* Bauchseite, *r* Rückenseite, *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte, *h* Hals des Gonanthen, *ks* Keimsack, *en* sein Entoderm mit Eizellen, *ie* Anlage des Innenectoderms, *m* erste Anlage des Mantels.

Fig. 205. Obere Hälfte eines Gonangium, *LS*, Vgr. 130; *b*, *r*, *d*, *h*, *en* wie vorher, *ie* Innenectoderm, *ae* Außenectoderm, *m* Mantel, *z* Randzähne der Gonotheca.

Fig. 206. Dass., Vgr. 113; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 207. Älteres Gonangium, *LS* aus zwei Schnitten kombiniert, Vgr. 113; *b*, *r*, *d*, *ae*, *ie*, *m*, *z* wie vorher, *h* Halsröhre, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *en* Entodermschlauch des abgeschnürten Keimsacks, *ei* Eizellen im Innenectoderm, *sp* Scheitelplatte des Außenectoderms, *gl* Gallerte in der Mantelhöhle.

Fig. 208. Reifes Gonangium, *LS*, die Halsröhre größtenteils außerhalb des Scheitels, Vgr. 113; *d* Rest der Deckenplatte, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *en* Entodermschlauch des Keimsacks, *ei* Eizellen im Innenectoderm (*ie*), *sp* Scheitelplatte, *gl* Gallerte, *z* Randzähne der Gonotheca.

Fig. 209. Obere Hälfte eines reifen Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *dk* Deckel des Gonangium, *z* Randzähne der Gonotheca, *d* Rest der Deckenplatte, *m* Mantel, *gl* Gallerte, *sp* ausgestülpte Scheitelplatte, *ks* Keimsack.

Fig. 210. Oberes Ende eines reifen Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *z* Randzähne der Gonotheca, *ac* Acrocyste, *ei* Eizelle durch die Scheitelplatte (*sp*) austretend, *ks* Keimsack.

Fig. 211. Dass., *LS*, Vgr. 113; *z*, *ac*, *ei*, *sp*, *ks* wie vorher, *dk* Deckel.

Fig. 212. Gonangium mit ungeteiltem Gonanthen, *LS*, Vgr. 130; *d* Deckenplatte, *h* Hals, *ks* Keimsack, *ei* Eizellen, *m* Mantel.

Fig. 213. Querdurchschnitt eines noch nicht abgeschnürten Keimsacks, Vgr. 130; *en* Entoderm mit Eizellen, *ie* Innenectoderm, *ae* Außenectoderm, *m* Mantel, *x* ihre Vereinigung am Rücken.

Fig. 214. Querdurchschnitt eines älteren Gonangium, Vgr. 113; *m* Mantel, *h* Halsröhren-Entoderm, *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *en* Keimsack-Entoderm, *ei* Eizellen.

Tafel X.

Fig. 215, 216. *Sertularia argentea* ♀, entleerte Gonangien, Vgr. 43; *g* Gonotheca, *ho* ihre Hörner, *ac* Acrocyste, *ks* Keimsack, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen.

Fig. 217. *Sertularia argentea* ♀, entleertes Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *ac* Acrocyste, *gl* Gallertstiel, *h* Halsröhre, *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *ks* Entoderm des Keimsacks, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *m* Mantel, *g* Gonotheca, *z* ihre Randzähne.

Fig. 218. *Sertularia argentea* ♀, abnormer Hydranth, *LS*, Vgr. 113; *h* Hydrotheca, *st* Periderm des Polypenstammes, *b* Bruchsack des Hydranthen, *tl* Tentakel.

Fig. 219. *Sertularia argentea* ♀, normaler Hydranth, *LS*, Vgr. 113; *h* Hydrotheca mit dem Stamm verwachsen, *b* Bruchsack des Hydranthen, *m* Mantel.

Fig. 220. *Sertularia argentea* ♀, jüngste Hydranthenknospe, *LS*, Vgr. 113; *h* Hydrotheca, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm.

Fig. 221. *Sertularia argentea* ♀, etwas ältere Hydranthenknospe, *LS*, Vgr. 113; *h* Hydrotheca, *tl* Anlagen der Tentakel, *b* Bruchsack.

Fig. 222. *Diphasia fallax* ♀, junges Gonangium, *LS*, Vgr. 92; *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte, *ec* Ectoderm, *ks* Entoderm des Keimsacks mit Eizellen, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen.

Fig. 223. *Diphasia fallax* ♀, etwas älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *d*, *ks*, *bs* (außerhalb des Schnittes) wie vorher, *ho* Hörner der Gonotheca, *ae* Außenectoderm des Keimsacks, *ie* Innenectoderm.

Fig. 224. *Diphasia fallax* ♀, älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *ho* Hörner der Gonotheca, *d* ringförmiges Entoderm der Deckenplatte, *d'* ihr Ectodermzapfen, *ks* Entoderm des Keimsacks, *bs* Entoderm des Basalabschnitts, *ie* Innenectoderm, *ei* Eizellen, *ae* Außenectoderm.

Fig. 225. *Diphasia fallax* ♀, älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *h* Entoderm der Halsröhre, *ks* Stiel des Keimsack-Entoderms, *ho*, *d*, *d'* (außerhalb des Schnittes), *bs*, *ie*, *ei*, *ae* wie vorher.

Fig. 226. *Diphasia fallax* ♀, älteres Gonangium, *LS* aus zwei Schnitten kombiniert, Vgr. 113; *ho* Hörner der Gonotheca, *d* ringförmiges Entoderm der Deckenplatte, *d'* ihr Ectodermzapfen (außerhalb des Schnittes), *ks* Entoderm des Keimsacks, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *ie* Innenectoderm, *ei* Eizellen, *ae* Außenectoderm.

Fig. 227. *Diphasia fallax* ♀, Gonangium, *QS*, Vgr. 113; *h* entodermale Halsröhre, *ks* Entoderm des Keimsacks, *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *ei* Eizelle.

Fig. 228. *Diphasia fallax* ♀, Deckenplatte eines Gonanthen, *LS*, Vgr. 113; *d* Entoderm der Deckenplatte, *d'* ihr Ectodermzapfen, *g* Gonotheca.

Fig. 229. *Diphasia fallax* ♀, Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *g* Gonotheca, *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *ei* Eizellen, *ks* Entoderm des Keimsacks.

Tafel XI.

Fig. 230. *Sertularella polyzonias* ♀, mittelgroßes Gonangium, *LS*, Vgr. 64; *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte, *ks* Keimsack.

Fig. 231. *Sertularella polyzonias* ♀, großes Gonangium, *LS*, Vgr. 64; *g*, *d*, *ks* wie vorher, *h* Hals, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *en* Entoderm, *pe* Parentoderm.

Fig. 232. *Sertularella polyzonias* ♀, Entoderm des Basalabschnitts des Gonanthen mit jüngsten Eizellen, stark vergrößert.

Fig. 233. *Sertularella polyzonias* ♀, Wand eines Keimsacks, *LS*, stark vergrößert; *ec* Ectoderm, *en* einfaches Entoderm, *en'* geschichtetes Entoderm zwischen den Eizellen.

Fig. 234. *Sertularella polyzonias* ♀, Wand eines Keimsacks, *LS*, stark vergrößert; *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *pe* Parentoderm, *ei* Eizelle mit Nährzellen.

Fig. 235, 236. *Sertularella polyzonias* ♂, zwei jüngere Gonangien, *LS*, Vgr. 64; *g* Gonotheca, *d* Entoderm der Deckenplatte, *ks* abgeschnürter innerer Keimsack.

Fig. 237. *Sertularella polyzonias* ♂, älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 64; *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *m* mantelähnliche Schicht.

Fig. 238. *Sertularella polyzonias* ♂, noch älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 64; *g*, *ec*, *en*, *m* wie vorher, *pe* Parentoderm.

Fig. 239. *Sertularella polyzonias* ♂, Querdurchschnitt des Keimsacks, stark vergrößert; *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *pe* Inseln des Parentoderms.

Fig. 240. *Sertularella polyzonias* ♂, Querdurchschnitt des Keimsack-Ectoderms, stark vergrößert; *pe* Parentoderm noch im Zusammenhang mit dem Entoderm *en*, *pe'* Parentoderm vom Entoderm getrennt, *sp* Spermatoblasten.

Fig. 241. *Plumularia setacea* ♀, jüngstes Gonangium, *LS*, Vgr. 156; *ec* Ectoderm, *en* Entoderm mit Eizellen.

Fig. 242. *Plumularia setacea* ♀, etwas älteres Gonangium, *QS*, Vgr. 156; *ec* Ectoderm mit Eizellen, *en* Entoderm.

Fig. 243. *Plumularia setacea* ♀, mittelgroßes Gonangium, *LS*, Vgr. 130; *d* Deckenplatte, *ae* Außenectoderm, *sp* künftige Scheitelplatte, *ie* Innenectoderm mit Eizellen, *en* Entoderm.

Fig. 244. *Plumularia setacea* ♀, mittelgroßes Gonangium, *QS*, Vgr. 156; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 245. *Plumularia setacea* ♀, größeres Gonangium, *LS*, Vgr. 92; *b* Bauchseite, *r* Rückenseite, *g* Gonotheca, *d* Entoderm der Deckenplatte, *h* Entoderm des Halses, *en* Entoderm des Keimsacks, *ae* Außenectoderm, *sp* Scheitelplatte, *m* Mantelhöhle, *ie* Innenectoderm mit Eizellen (*ei*), *bs* Basalabschnitt des Gonanthen.

Fig. 246. *Plumularia setacea* ♀, beinahe reifes Gonangium, *LS*, Vgr. 92; Bezeichnung wie vorher.

Fig 247. *Plumularia setacea* ♀, obere Hälfte eines reifen Gonangium,

LS, Vgr. 92; *d* Rest der Deckenplatte, *sp* Scheitelplatte, *gl* Gallerte der Mantelhöhle, *gl'* äußerer Gallertfaden, *ie* Innenectoderm mit Eizellen (*ei*), *en* Entoderm des Keimsacks.

Fig. 248. *Plumularia setacea* ♀, vollreifes Gonangium, schwach vergrößert; *g* Gonotheca, *gl'* Gallertfaden, *ei* Eier, *ks* Reste des Keimsacks.

Tafel XII.

Fig. 249. *Plumularia echinulata* ♀, jüngstes Gonangium, *LS* am Stiel vorbei, Vgr. 113; *ec* Ectodermwucherung an der Bauchseite, *en* Entoderm mit Eizellen.

Fig. 250. *Plumularia echinulata* ♀, Gonangium, *LS* am Stiel vorbei, Vgr. 113; *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte, *h* Hals, *ks* Keimsack, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *ie* Innenectoderm, *ae* Außenectoderm, *m* Mantel, *ei* Eizellen außerhalb des Entoderms (*en*).

Fig. 251. *Plumularia echinulata* ♀, älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *g*, *d*, *h*, *ks*, *bs*, *ie*, *ae*, *m*, *en* wie vorher, Eizellen innerhalb des Innenectoderms.

Fig. 252. *Plumularia echinulata* ♀, Gonangium, *QS*, Vgr. 113; *g*, *ie*, *ae*, *m*, *en* wie vorher, *r* Rückenseite.

Fig. 253. *Plumularia echinulata* ♀, großes Gonangium, *LS*, Vgr. 92; *x* Hörner der Gonotheca, *d* Deckenplatte, *h* Halsröhre, *ks* Keimsack, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *ie* Innenectoderm mit Eizellen, *ae* Außenectoderm, *m* Mantel.

Fig. 254. *Plumularia echinulata* ♀, reifes Gonangium, *LS*, Vgr. 92; *x*, *d*, *bs* wie vorher, *r* Rudimente des Keimsacks, *e* Embryonen.

Fig. 255. *Plumularia echinulata* ♂, jüngeres Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *d* Deckenplatte, *ks* Keimsack, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *sp* Hoden, *ec* Ectoderm, *m* Mantel.

Fig. 256. *Plumularia echinulata* ♂, älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 92; *ks* ältester Keimsack, *ks'* jüngere Keimsäcke, *en* Entoderm, *sp*, *ec*, *m* wie vorher.

Fig. 257. *Plumularia frutescens* ♀, älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 190; *d* Deckenplatte, *h* Halsröhre, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *en* Entoderm des Keimsacks, *ie* Innenectoderm, *ae* Außenectoderm, *sp* Scheitelplatte, *gl* Gallerte, *m* Mantel.

Fig. 258. *Plumularia halecioides*, Hydranth, Vgr. 92; *br* Bruchsack des Hydranthen, *st* Stiel.

Fig. 259. *Aglaophenia myriophyllum* ♀, *a* Seitenzweig 1. Ordnung, *b* Seitenzweig 2. Ordnung, *hy* Hydranthen, schwach vergrößert.

Fig. 260. *Aglaophenia myriophyllum* ♀, Teil einer Corbula, schwach vergrößert; *r* normale Rippen, *r'* abnorme Rippe, *b* Seitenzweig 2. Ordnung, *hy* Hydranthen, *n* Nematophoren, *g* Gonangium, *ei* Eizellen.

Fig. 261. *Aglaophenia myriophyllum* ♀, junges Gonangium, *LS*, Vgr. 130; *ec* Ectoderm, *d* Entodermast für die Deckenplatte, *ks* Entodermast für den Keimsack, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *ie* Innenectoderm, *ae* Außenectoderm.

Fig. 262. *Aglaophenia myriophyllum* ♀, obere Hälfte eines älteren Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *ec* Ectoderm, *d* Deckenplatte, *h* Entoderm der

Halsröhre, *ks* Entoderm des Keimsacks, *ie* Innenectoderm, *ae* Außenectoderm, *m* Mantel, *m'* Mantelhöhle, *ei* Eizellen.

Fig. 263. *Aglaophenia myriophyllum* ♀, reifes Gonangium, Vgr. 43; *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte, *h* Halsröhre, *e* Embryo.

Fig. 264. *Aglaophenia myriophyllum* ♀, älteres Gonangium, *QS*, Vgr. 130; *g* Gonotheca, *ec* Ectoderm, *h* Entoderm der Halsröhre, *en* Entoderm des Keimsacks, *ie* Innenectoderm, *ae* Außenectoderm (+ Tunica).

Tafel XIII.

Fig. 265. *Aglaophenia pluma* ♂, erste Anlage eines Gonangium, *LS*, Vgr. 226; *ec* Ectoderm, *en* Entoderm.

Fig. 266. *Aglaophenia pluma* ♂, junges Gonangium, *LS*, Vgr. 226; *sp* Spermatoblasten, *gr* primäre, *gr'* sekundäre Grenzlamelle.

Fig. 267. *Aglaophenia pluma* ♂, etwas älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 226; *ec* Ectoderm, *d* Entoderm der Deckenplatte, *h* Entoderm des Halses, *ks* Entoderm des Keimsacks, *ie* Innenectoderm, *ae* Außenectoderm (+ Tunica), *sp* Hoden.

Fig. 268. *Aglaophenia pluma* ♂, älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 226; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 269. *Aglaophenia pluma* ♂, distaler Teil eines noch älteren Gonangium, *LS*, Vgr. 226; *d* Entoderm der Deckenplatte, *ks* Entoderm des Keimsacks, *sp* Hoden, *ie* Innenectoderm, *ae* Außenectoderm.

Fig. 270. *Aglaophenia helleri* ♀, älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 190; *d* Entoderm der Deckenplatte, *h* Entoderm der Halsröhre, *en* Entoderm des Keimsacks, *ie* Innenectoderm, *ae* Außenectoderm (+ Tunica), *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *ei* Eizellen.

Fig. 271. *Antennularia ramosa* ♀, junges Gonangium, *LS*, Vgr. 156; *b* Bauchseite, *r* Rückenseite.

Fig. 272, 273. *Antennularia ramosa* ♀, Gonangium, *LS*, Vgr. 156; *b* Bauchseite, *g* Gonotheca, *ec* Ectoderm, *d* Entoderm der Deckenplatte, *ks* Entoderm des Keimsacks, *ie* Innenectoderm, *ae* Außenectoderm, *m* Mantel, *m'* Mantelhöhle, *ei* Eizellen.

Fig. 274. *Antennularia ramosa* ♀, älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 130; *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte, *ks* Entoderm des Keimsacks, *ie* Innenectoderm, *m* Mantel, *ei* Eizelle.

Fig. 275. *Antennularia ramosa* ♀, älteres Gonanginm, *LS*, Vgr. 130; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 276. *Antennularia ramosa* ♀, reifes Gonangium, *LS*, Vgr. 130; *g* Gonotheca, *o* Öffnung des Gonangium, *ei* Ei, *r* Reste des Gonanthen.

Fig. 277. *Campanularia flexuosa* ♀, jüngste Geschlechtsknospe, *LS*, Vgr. 376; *g* Gonotheca, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm.

Fig. 278. *Campanularia flexuosa* ♀, Entoderm des Gonanthen mit einer Eizelle, Vgr. 376.

Fig. 279. *Campanularia flexuosa* ♀, junge Geschlechtsknospe, *LS*, Vgr. 376; *g* Gonotheca, *en* Entoderm des Gonanthen, *en'* Entoderm der Knospe, *ei* in die Knospe einwandernde Eizelle, *ec* Ectoderm, *m* Mantel.

Fig. 280. *Campanularia flexuosa* ♀, Geschlechtsknospe, *LS*, Vgr. 376; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 281. *Campanularia flexuosa* ♀, Geschlechtsknospe, *LS*, Vgr. 312; *en'*, *ec*, *m*, *ei* wie vorher, *ie* Innenectoderm, *ae* Außenectoderm.

Fig. 282. *Campanularia flexuosa* ♀, ältere Geschlechtsknospe, *LS*, Vgr. 190; *en* zweiästiger Entodermschlauch, *ec* Außen- und Innenectoderm vereinigt, *m* Mantel.

Fig. 283. *Campanularia flexuosa* ♂, junges Gonangium, *LS*, Vgr. 156; *st* Stiel des Gonangium, *d* Deckenplatte des Gonanthen, *k* seine Geschlechtsknospen, *ec* Ectoderm mit Spermatoblasten, *m* Mantel.

Fig. 284. *Campanularia flexuosa* ♂, Geschlechtsknospe, *QS*, Vgr. 312; *en* Entoderm, *ec*, *m* wie vorher.

Tafel XIV.

Fig. 285. *Halecium tenellum* ♂, jüngstes Gonangium, *LS*, Vgr. 156; *b* Bauchseite, *g* Gonotheca, *ec* Ectoderm, *d* Entoderm der Deckenplatte, *ks* Entoderm des Keimsacks.

Fig. 286. *Halecium tenellum* ♂, älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 156; *g*, *ec*, *d*, *ks* wie vorher, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *sp* ringförmiger Hoden, *m* Mantel.

Fig. 287. *Halecium tenellum* ♂, noch älteres Gonangium, *LS*, Vgr. 130; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 288. *Halecium tenellum* ♂, reifes Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *d* Deckenplatte, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *ks* Entoderm des Keimsacks, *sp* Hoden, *ec* Ectoderm, *m* Mantel, *gl* Gallerte.

Fig. 289. *Halecium tenellum* ♂, Stück des reifen Keimsacks, stark vergrößert; *en* Entoderm, *ec* Ectoderm, *sp* Sperma.

Fig. 290. *Halecium tenellum* ♀, Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte, *h* Entoderm der Halsröhre, *ks* Entoderm des Keimsacks, *bs* Entoderm des Basalabschnitts, *ec* Ectoderm des Keimsacks, *gl* Gallerte, *m* Mantel.

Fig. 291, 292. *Halecium tenellum* ♀, zwei Gonangien aus den Schnittserien körperlich rekonstruiert, unter Weglassung der Eizellen, Vgr. 113; *g* Gonotheca, *mr* Mantelröhren, *bs* Basalabschnitt, *en* Entodermschläuche des Keimsacks, *gl* Gallerte.

Fig. 293. *Halecium tenellum* ♀, Gonangium, *QS*, Vgr. 113; *g* Kanten der Gonotheca, *h* Halsröhre, *mr* Mantelröhren, *en* Entodermschlauch des Keimsacks, *ec* sein Ectoderm, *ei* Eizellen.

Fig. 294. *Campanularia verticillata* ♂, junges Gonangium, *LS*, Vgr. 156; *d* Entoderm der Deckenplatte, *ks* Entoderm des Keimsacks, *ec* Ectoderm, *m'* Mantelhöhle, *rr* Richtung des Durchschnittes Fig. 295.

Fig. 295. *Campanularia verticillata* ♂, junges Gonangium, schräger Durchschnitt in der Richtung *rr* Fig. 294, Vgr. 156; *d*, *ks*, *ec*, *m'* wie vorher, *sp* Spermatoblasten, *x* Rand der eingesenkten Endfläche.

Fig. 296. *Campanularia verticillata* ♀, Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *g* Gonotheca, *d* Entoderm der Deckenplatte, *h* Entoderm der Halsröhre, *ks* Entoderm des Keimsacks, *m* Mantel, *ec* Ectoderm des Keimsacks mit Spermatoblasten.

Fig. 297. *Campanularia verticillata* ♂, Gonangium, *QS*, Vgr. 113; *g*

Gonotheca, *h* Halsröhre, *m* Mantel, *en* Entodermröhren des Keimsacks, *ec* sein Ectoderm mit Spermatoblasten.

Fig. 298. *Campanularia verticillata* ♂, dass., tieferer *QS*, Vgr. 113; *en* Entodermschlauch des Keimsacks mit drei Rinnen und Täniolen, *g*, *h*, *m*, *ec* wie vorher.

Fig. 299. *Campanularia verticillata* ♂, distale Hälfte eines reifen Gonangium, *LS*, Vgr. 113; *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte, *en* Entodermröhren des Keimsacks, *sp* Sperma, *f* Füllgewebe des Ectoderms, *m* Mantel.

Fig. 300. *Campanularia verticillata* ♀, Gonangium, *QS*, Vgr. 64; *g* Gonotheca, *m* Mantel, *h* Halsröhre, *ec* Ectoderm des Keimsacks mit Spalträumen (*sp*), *ei* Eizelle, *en* Entodermröhren des Keimsacks.

Fig. 301. *Campanularia verticillata* ♀, etwas älteres Gonangium, *QS*, Vgr. 64; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 302. *Campanularia verticillata* ♀, Gonangium, *LS*, Vgr. 64; *d* Deckenplatte, *gl* Gallerte, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *g*, *m*, *ec*, *sp*, *ei*, *en* wie vorher.

Fig. 303, 304. *Campanularia verticillata* ♀, Hydranthenköpfchen, *QS*, Vgr. 113; *hy* Hydrotheca, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm mit Rinnen und Täniolen.

Tafel XV.

Fig. 305. 306. *Campanularia verticillata* ♀, zwei Gonangien aus Schnittserien körperlich rekonstruiert unter Weglassen der Eizellen, Vgr. 64; *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte, *h* Halsröhre, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *m* Mantel, *gl* Gallerte, *en* Entodermröhren des Keimsacks.

Fig. 307. *Campanularia hincksi* ♂, Gonangium, *LS*, Vgr. 130; *d* Deckenplatte, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *m* Mantel, *mr* Mantelröhren, *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm mit Spermatoblasten und einer kleinen Spalthöhle, *en* Radialschläuche.

Fig. 308. *Campanularia hincksi* ♂, Gonangium, frontaler *LS*, Vgr. 113; *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte, *h* Halsröhre, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *m* Mantel, *mr* Mantelröhren, *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *sp* Hoden, *go* Glockenhöhle, *en* Radialschläuche.

Fig. 309. *Campanularia hincksi* ♂, Gonangium, tiefer *QS*, Vgr. 190; *g* Gonotheca, *m* Mantel, *mr* Mantelröhre, *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm mit Spermatoblasten, *en* Entodermschlauch mit Rinnen und Täniolen.

Fig. 310. *Campanularia hincksi* ♂, dass., *QS* weiter oben, Vgr. 190; *g*, *m*, *mr*, *ae* wie vorher, *ie* Innenectoderm, *sp* Hoden, *go* Glockenhöhle, *en* Radialschläuche.

Fig. 311. *Campanularia hincksi* ♂, älteres Gonangium, *QS*, Vgr. 190; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 312. *Campanularia hincksi* ♂, Hydranthenköpfchen, *QS*, Vgr. 113; *ec* Ectoderm, *en* Entoderm mit Rinnen und Täniolen, *en'* Basen des Tentakel-Entoderms.

Fig. 313. *Campanularia calyculata* ♀, älteres Gonangium aus einer Schnittserie körperlich rekonstruiert, Vgr. 77; *g* Gonotheca, am Scheitel rinnenförmig eingebuchtet, *d* Deckenplatte, *mr* Mantelröhren, *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *c* Cuticula der Medusenknospe, *en* Radialkanäle, *rw* Rand-

wülste, *rk* Ringkanal, *ei* Eizellen, *go* Glockenhöhle, *ks* kleine Medusenknospe.

Fig. 314. *Campanularia calyculata* ♀, älteres Gonangium, *QS*, Vgr. 92; *g* Gonotheca, *m* Mantel, *mr* Mantelröhren, *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *en* Radialkanäle, *go* Glockenhöhle, *ei* Eizellen.

Fig. 315. *Campanularia calyculata* ♀, junge Medusenknospe, *LS*, Vgr. 226; *rw* Randwülste, *en* Radialschläuche mit Eizellen, *go* Glockenhöhle.

Fig. 316. *Campanularia calyculata* ♂, Basalabschnitt des Gonanthen, *QS*, Vgr. 130; *ec* Ectoderm, *en* Entodermschlauch mit Täniolen.

Fig. 317. *Campanularia calyculata* ♂, dass., etwas höher, *st* Stiel der jungen Medusenknospe.

Fig. 318. *Campanularia calyculata* ♂, dass., noch höher, *st* wie vorher, mit Täniolen, *m'* sekundäre Mantelhöhle, *st'* Stiel der alten Medusenknospe, *mr* Mantelröhren.

Fig. 319. *Campanularia calyculata* ♂, dass., *QS* durch die primäre Mantelhöhle *m''*, übrige Bezeichnung wie vorher.

Fig. 320. *Campanularia calyculata* ♂, junge Medusenknospe, *LS*, Vgr. 226; *bs* Basalabschnitt des Gonanthen, *st* Stiel der jungen Knospe, *m* ihre Mantelhöhle, *st'* Siel der ältesten Medusenknospe, *m''* deren Mantelhöhle, *en* Radialschlauch, *gl* Glockenkern der jungen Knospe.

Fig. 321. *Campanularia calyculata* ♂, etwas ältere Medusenknospe, *LS*, Vgr. 226; *m'* Mantelhöhle, *en* Radialschläuche, *go* Glockenhöhle, *rw* Randwülste, *v* Velum, *ks* jüngste Knospenanlage.

Fig. 322. *Campanularia calyculata* ♂, junge Medusenknospe, *QS*, Vgr. 226; *m'* sekundäre, *m''* primäre Mantelhöhle, *mr* Mantelröhren, *ae* Außenectoderm, *go* Glockenhöhle, *en* Radialschläuche.

Fig. 323. *Campanularia calyculata* ♂, Medusenknospe, *QS*, Vgr. 226; *ae*, *go*, *en* wie vorher, *u* Umbrellarplatten.

Fig. 324. *Campanularia calyculata* ♂, Medusenknospe, Magengegend, *QS*, Vgr. 226; *r* Magenrinnen, *sb* Subumbrellarzipfel.

Fig. 325. *Campanularia calyculata* ♂, dass., *QS*, Vgr. 226; *ae* Außenectoderm, *go* Glockenhöhle, *en* Radialschläuche (-kanäle), *u* Umbrellarplatten.

Tafel XVI.

Alle Figuren beziehen sich auf *Gonothyraea loveni*.

Fig. 326. Jüngstes weibliches Gonangium, *LS*, Vgr. 226; *st* Stiel, *go* eigentliches Gonangium, *en* Entoderm mit Eizellen.

Fig. 327. Weibliches Gonangium über dem Stiel, *LS*, Vgr. 226; *g* Gonotheca, *d* Entoderm der Deckenplatte, *ks* jüngste Geschlechtsknospe, *m* Mantel.

Fig. 328. Junge weibliche Geschlechtsknospe, *QS*, Vgr. 226; *ec* Ectoderm, *en* Entoderm mit Eizellen, *m* Mantel.

Fig. 329. Weibliches Gonangium, *LS*, Vgr. 226; *g* Gonotheca, *d* Entoderm der Deckenplatte, *ks* Geschlechtsknospe, *m* Mantel, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm der Knospe mit Eizellen.

Fig. 330. Weibliches Gonangium, *LS*, Vgr. 226; *g* Gonotheca, *d* Entoderm der Deckenplatte, *a*, *b* zwei Geschlechtsknospen, *ec* Ectoderm, *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *m* Mantel.

Fig. 331. Älteres weibliches Gonangium, *LS*, Vgr. 226; die obere Hälfte des Gonanthen ist außerhalb des Schnittes geblieben, und ihr Kontur durch punktierte Linien angedeutet. *g* Gonotheca, *a*, *b*, *c* drei Geschlechtsknospen, *en* Entoderm, *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *tp* Tentakelplatte, *m* Mantel.

Fig. 332. Oberes Ende eines männlichen Meconidium, *LS* außerhalb des Scheitels, Vgr. 226; *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *tp* Tentakelplatte, *tl* Tentakel.

Fig. 333. Etwas jüngeres männliches Meconidium, *LS* durch den Scheitel, Vgr. 226; *ae* eingesenkter Scheitel des Außenectoderms, *ie* Innenectoderm, *tp* verdickter Rand der Tentakelplatte, *m* Mantel.

Fig. 334—336. Drei Querdurchschnitte durch die obere Hälfte (334). die Mitte (335) und die Basis (336) eines weiblichen Meconidium, Vgr. 160; *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *ei* Eizellen, *en* Entodermröhren, *t* Täniolen des ungeteilten Entodermschlauchs.

Fig. 337. Querdurchschnitt eines weiblichen Meconidium, Vgr. 160; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 338. Junges weibliches Meconidium, *QS*, Vgr. 226; *ae* verdickter Ring des Außenectoderms um die Öffnung *o*, *tp* verdickter Rand der Tentakelplatte, *m* Mantel, *ie* Innenectoderm, *en* seitlicher Anschnitt des Entodermschlauchs.

Fig. 339. Männliche Geschlechtsknospe, *LS*, Vgr. 364; *m* Mantel, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm mit gesonderten Spermatoblasten (*sp*) und mit in Entstehung begriffenen Spermatoblasten (*sp'*).

Fig. 340. Etwas ältere männliche Geschlechtsknospe, *LS*, Vgr. 364; Bezeichnung wie vorher.

Fig. 341. Seitlicher Längsdurchschnitt einer männlichen Geschlechtsknospe, Vgr. 364; *m* Mantel, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *en'* Entodermstränge zwischen den Spermatoblasten *sp*.

Fig. 342. Etwas ältere männliche Geschlechtsknospe, *LS*, Vgr. 364; *m* Mantel, *ae* Außenectoderm, *ie* Innenectoderm, *en* Entoderm, *en'* Entodermballen und Entodermstrang zwischen den Spermatoblasten *sp*.

Fig. 343. Ältere männliche Geschlechtsknospe, *LS*, Vgr. 364; *m*. *ae*, *ie*, *en*, *en'*, *sp* wie vorher, *tp* Tentakelplatte.

Fig. 344. Entleertes und zusammengezogenes männliches Meconidium, *LS*, Vgr. 364; *st* Stiel, *o* Öffnung des Meconidium, *ae* Außenectoderm, *tl* Tentakel, *tp* Tentakelplatte, *tp'* ihr verdickter hohler Rand, *ie* Innenectoderm, *sp* Spermareste, *en* zusammengeschrumpftes Entoderm.

Fig. 345. Jüngste männliche Geschlechtsknospe, *LS*, Vgr. 364; *m* Mantel, *ec* Ectoderm mit Spermatoblasten (*sp''*) in seinem Scheitel, *en* Entoderm mit gesonderten Spermatoblasten (*sp*) und mit in Entstehung begriffenen Spermatoblasten (*sp'*).

Tafel XVII.

Fig. 346. *Gonothyraea loveni* ♂, Gonangium, *LS*, Vgr. 160; *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte, *ge* Stamm des Gonanthen, *ks* Geschlechtsknospen mit Entodermschlauch (*en*), Hoden (*sp*) und Ectodermhüllen (*ec*), *m* Mantel.

Fig. 347. *Obelia geniculata*, junges Gonangium, *LS*, Vgr. 156; *st* Stiel

des Gonangium, *g* Gonotheca, *d* Deckenplatte, *gn* Stamm des Gonanthen, *ks* Medusenknospen.

Fig. 348. *Obelia geniculata*, älteres Gonangium, *LS*. Vgr. 156; *g*, *d*, *gn*, *ks* wie vorher, *m* Mantel.

Fig. 349. *Obelia geniculata*, Gonanthenwand, *LS*, Vgr. 440; *ec* Ectoderm, *en* Entoderm einer Knospenanlage, *m* Mantel.

Fig. 350. *Obelia geniculata*, jüngste Medusenknospe, *LS*, Vgr. 440; *ec* Ectoderm, *en* Entodermschlauch, *m* Mantel.

Fig. 351. *Obelia geniculata*, dass., *LS*, Vgr. 440; *en* Anlagen der Radialschläuche, *gl* Glockenkernanlage, *m* Mantel.

Fig. 352. *Obelia geniculata*, junge Medusenknospe, ganz radialer *LS*, Vgr. 440; *en* Radialschläuche, *sp* Spadixplatte, *mg* Magen, *ae* Außenectoderm, *gl* Glockenkern, *m* Mantel.

Fig. 353. *Obelia geniculata*, andrer Durchschnitt derselben Knospe, links halb interradial, Bezeichnung wie vorher.

Fig. 354. *Obelia geniculata*, dritter Durchschnitt derselben Knospe, links ganz interradial, Bezeichnung wie vorher.

Fig. 355. *Obelia geniculata*, Glockenkern derselben Knospe, körperlich rekonstruiert, *sb* interradiale Zipfel, *ks* Kontur der Knospe.

Fig. 356. *Obelia geniculata*, junge Medusenknospe, *LS*, Vgr. 440; *ae* Außenectoderm, *gl* Glockenkern, *en* Radialschläuche, *sp* Spadixplatte.

Fig. 357. *Obelia geniculata*, Medusenknospe, *LS*, Vgr. 440; *ae* Außenectoderm, *gl* Ectoderm des Manubrium, *sb* Subumbrellarepithel, *en* Radialschlauch, *sp* Spadix.

Fig. 358. *Obelia geniculata*, Medusenknospe, *QS*, Vgr. 440; *mg* Magen, *t* Täniolen und Rinnen, *sb* Subumbrellarepithel, links mit dem Außenectoderm (*ae*) zusammenhängend, rechts davon getrennt.

Fig. 359. *Obelia geniculata*, dieselbe Knospe, *QS*, Vgr. 440; *m* Mantel, *ae* Außenectoderm, *gl* Glockenkern, *en* Radialschläuche.

Fig. 360. *Obelia geniculata*, Medusenknospe, *QS*, Vgr. 440; *ae* Außenectoderm, *en* Radialschläuche, *sb* Subumbrellarepithel, *mb* Manubrium.

Fig. 361. *Obelia geniculata*, Medusenknospe, *QS*, Vgr. 440; *mg* Übergang des Magens in den Spadix, *en* Radialschlauch, *en'* Übergang einer Magenrinne in den Radialschlauch, *sb* Subumbrellarzipfel.

Fig. 362. *Obelia geniculata*, Medusenknospe, *LS*, Vgr. 440; *mb* Manubrium, *en* Radialschläuche, *m* Mantel.

Fig. 363. *Obelia geniculata*, Medusenknospe, *LS*, Vgr. 440; *mb* Manubrium, *en* Radialschläuche, *t* Tentakel.

Fig. 364. *Obelia longissima* ♀, Medusenknospe, *LS*, Vgr. 440; *ae* Außenectoderm, *go* Glockenhöhle, *sp* Spadix, *en* Radialschläuche angeschnitten, *ei* Eizellen, *sb* Subumbrellarzipfel.

Fig. 365. *Obelia longissima* ♀, Medusenknospe, *QS*, Vgr. 440; *ae* Außenectoderm, *mg* Magen mit Täniolen und Rinnen, *ei* Eizellen, *sb* Subumbrellarzipfel.

Fig. 366. *Obelia longissima* ♀, Medusenknospe, *QS*, Vgr. 440; *sp* Spadix mit Eizellen, *en* Radialschläuche (-kanäle), *u* Umbrellarplatten, *sb* Subumbrellarzipfel.

Fig. 367. *Obelia longissima* ♀, Hydranthenköpfchen, *QS*, Vgr. 376; *ec* Ectoderm, *en* Entoderm mit Täniolen und Rinnen.

Tafel XVIII.

Fig. 368. *Obelia dichotoma*, Medusenknospe, *LS*, Vgr. 440; *mb* proximale Hälfte des Manubrium, *mb'* seine distale, außerhalb des Schnittes gelegene Hälfte, *t* Anschnitt einer Täniole des Spadix, *u* Umbrellarplatte, *sb* Subumbrellarzipfel, *tl* Tentakel, *st* Statolithenbläschen.

Fig. 369. *Obelia longissima* ♀, Medusenknospe, *QS*, Vgr. 440; *mg* Magen, *rs* Radialkanal, *rk* Ringkanal, *u* Umbrellarplatte, *sb* Subumbrellarepithel, *ae* Außenectoderm, *tl* Tentakelbasis.

Fig. 370—374. *Obelia geniculata*, freie weibliche Meduse, fünf Querdurchschnitte durch Radialkanal und Ovarium, Vgr. 376; *rs* Radialkanal, *u* Umbrellarplatte, *ov* entodermaler Ovarialschlauch, *sb* Subumbrellarepithel, *sb'* seine Fortsetzung auf das Ovarium, *x* Ende der Mündung des Radialkanals in den Ovarialschlauch, *y* gemeinsame entodermale Decke beider, *ei* Eizellen.

Fig. 375. *Obelia longissima* ♀, junge Meduse aus dem Gonangium, *LS*, Vgr. 440; *mb* proximale Hälfte des Manubrium, *mb'* seine distale Hälfte, *mg* Magen, *rs* Radialkanal, *tl* Tentakel, *ei* Eizellen im Spadix.

Fig. 376. *Obelia longissima* ♀, etwas ältere Meduse aus dem Gonangium, *LS*, Vgr. 376; *mb*, *mb'*, *mg*, *rs*, *tl* wie vorher, *o* Mund, *ov* Ovarium.

Fig. 377. *Obelia longissima* ♀, Meduse aus dem Gonangium, *QS* des Manubrium, Vgr. 440; *ec'* Ectoderm des Manubrium, *t* Täniolen des Spadix, *ov* Ovarium.

Fig. 378. *Obelia longissima* ♀, fertige Meduse aus dem Gonangium, von der Oralseite, Vgr. 226; *mb* proximale Hälfte des Manubrium, *mb'* seine distale Hälfte mit dem Mund, *ov* Ovarium, *tl* Tentakel, *tb* Tentakelbläschen, *st* Statolithenbläschen.

Fig. 379. *Clytia johnstoni*, junge Medusenknospe, *LS*, Vgr. 376; *m* Mantel, *ec* Ectoderm, *en* Kuppe des Entoderms, *rs* seitliche Zipfel der Lichtung.

Fig. 380. *Clytia johnstoni*, etwas ältere Medusenknospe, *LS*, Vgr. 376; *m* Mantel, *ec* Ectoderm, *en* Kuppe des Entoderms, *rs* Anlage von Radialschläuchen.

Fig. 381. *Clytia johnstoni*, Querdurchschnitt durch die Kuppe einer Medusenknospe, Vgr. 376; *rs* die zwei längeren Radialschläuche.

Fig. 382. *Clytia johnstoni*, tieferer Querdurchschnitt derselben Knospe, Vgr. 376; *rs* die zwei längeren, *rs'* die zwei kürzeren Radialschläuche, *gl* Glockenkern mit etwas Füllgewebe in seiner Höhle.

Fig. 383. *Clytia johnstoni*, mittlerer Längsdurchschnitt einer Medusenknospe, Vgr. 376; *m* Mantel, *gl* Anlage des Glockenkerns, *rs'* die zwei kürzeren Radialschläuche.

Fig. 384. *Clytia johnstoni*, seitlicher Längsdurchschnitt derselben Knospe, Vgr. 376; *m* Mantel, *gl* interradialer Zipfel der Glockenkernanlage, *rs* längerer Radialschlauch, *rs'* Anschnitt eines kürzeren Radialschlauchs.

Fig. 385. *Clytia johnstoni*, die drei Radialschläuche der beiden vorigen

Durchschnitte in eine Ebene projiziert, *rs* längerer Radialschlauch. *rs'* kürzerer Radialschlauch.

Fig. 386. *Clytia johnstoni*, Medusenknospe, *LS*, Vgr. 376; *ae* Außenectoderm, *gl* Glockenkern mit Resten eines Füllgewebes in seiner Höhle, *rs* Radialschlauch, *st* Knospenstiel.

Fig. 387. *Clytia johnstoni*, ältere Medusenknospe, *LS*, Vgr. 376; *rw* Randwulst, *gl* Glockenkern, *rs* Radialschlauch, *st* Stiel der Knospe.

Fig. 388. *Clytia johnstoni*, ältere Medusenknospe mit nur drei Radialschläuchen, *QS*, Vgr. 376; *ae* Außenectoderm, *gl* Glockenhöhle, *rs* Radialschlauch, *u* Umbrellarplatte.

Fig. 389. *Clytia johnstoni*, ältere Medusenknospe, *QS* durch die ungleichen Randwülste.

Fig. 390. *Clytia johnstoni*, weit entwickelte Medusenknospe, *LS*, links radial, rechts interradial, Vgr. 312; *rw* kleiner, *rw'* großer Randwulst, *v* Anlage des Velum, *gl* Glockenhöhle, *sp* Spadix, *mg* Magen, *rs* Radialschlauch, *u* Umbrellarplatte, *rk* Ringkanal.

Sachregister.

Acrocyste 112, 119, 135, 154, 155, 194, 219 s. Gallerte.
Actinaea 290.
Actinula 289—291.
Aegineta 289.
Agastra 201—204, 270, 271.
Aglaophenia 127, 148, 150, 152, 170, 250, 256, 259, 268—270, 297.
— helleri 159, 160, 164, 165.
— myriophyllum 158—166.
— pluma 157, 159, 164—166, 274.
Aglaura 289.
Ammen 305.
Antennularia 127, 148, 150, 152, 170, 250, 259, 268—270, 274.
— antennina 166, 167, 169.
— ramosa 164, 166—170.
Athecata 5—111, 278—283; Verwandtschaft mit den Thecaphora 125, 156, 283—289.
Außenectoderm der Medusenknospen 11, 15, 19, 27, 32, 34, 35, 39, 40, s. Exumbrellarepithel; A. der Gonanthen der Athecata 74, 76, 78, 99, 102; A. der sessilen Keimträger der Thecaphora 116, 131, 132, 147, 150—152, 163, 164, 166, 168, 181, 190, 207, 219, 226, 227, 263, 264; fehlend 181.
Außenkappe des Innenectoderms 83, 84, 87, 216, 217, 256, 280.

Basalabschnitt des Gonanthen 116.
Basalkelch 101, 278.
Bauchseite der Gonangien und ihrer Gonanthen 116.
Befruchtung 155, 171, 176, 203, 211, 219.
Biogenetisches Grundgesetz 252, 254, 265.
Blastostyl 6, 63, 64, 67, 70, 122, 263, 282; angebliche B. 78, 111, 114, 122, 123, 148, 193.
Bougainvillea 3, 39—42, 234, 263, 264, 279, 297, 300.
Brutraum 134.

Cänogenie 261, 262, 290.
Campanularia 263, 268, 269, 277, 295.
— angulata 204.
— calyculata 78, 177, 183, 186, 193—204, 212, 219, 224, 227, 235, 242, 263, 265, 270, 271, 276, 294, 295, 297, 302, 304.
Campanularia flexuosa 183, 198, 204—209, 211—213, 215, 216, 224, 250, 256, 259, 271—274, 277, 280, 293—295, 297.
— gelatinosa 239.
— hincksi 177, 184, 189—193, 197, 202, 227, 263—265, 270—273, 275, 276.
— verticillata 179—189, 191, 220, 227, 269, 271, 272, 274—280, 297.
Campanularidae 179, 193, 194, 199, 269, 273, 288.
Cladocoryne 250, 256, 280.
Clava 78—90, 109, 216, 217, 219, 222, 224, 227, 233, 250, 254—256, 273, 278, 280, 281, 293—295, 297, 302—305.
Clavidae 111.
Clytia 193, 245—247, 263, 264, 270—273, 276.
Corbula 157—162, 164, 165.
Cordylophora lacustris 78, 96—111, 152, 176, 182, 188, 227, 233, 250, 257, 258, 278—282, 295, 296, 301.
— pusilla 98.
Corydendrium 58—62, 250, 259, 278, 281—284, 293, 294, 296, 297, 300, 302, 307.
Corymorpha 3.
Coryne 2, 90—96, 250, 251, 254—256, 259, 261, 278, 280, 293, 295, 297, 301—303.
Craspedota 290, 291.
Cunina 289.
Cunoctantha 289.

Deckel der Gonangien 119, 150.
Deckenplatte 112, 115, 134, 141, 149, 150, 154, 156, 157, 167, 196, 208, 213, 220, 230, 284.
Deckepithel des Parentoderms 92, 94, 95.
Deckschicht des Innenectoderms 73.
Dendroclava 42—45, 263, 264, 279, 295, 307.
Determination der Keimzellen 32, 293, 294, 296.
Dicoryne 66—68, 278, 281, 293, 295, 296, 300, 302, 303.
Dimorphismus der Hydropolypen 281, 282, 301, 304, 305.
Diphasia fallax und rosacea 127, 128—135, 155, 156, 164, 170, 222, 233, 267—269, 274, 287, 295, 297.
— tamarisca 134.
Dynamena 111.

Eierstock s. Ovarium.
Eizellen, Vorgang ihrer Entstehung 59, 60, 92, 113, 139, 237, 242; ectodermale Herkunft der E. 21, 45—48, 56, 62, 63, 67, 99, 210, 212; ihr Übertritt ins Entoderm 21, 63, 212; ihre entodermale Herkunft 59, 60, 63, 80, 81, 92, 113, 129, 139, 140, 145, 151, 159, 166, 171, 195, 200, 204, 206, 237, 240—244; im Entoderm bleibend 61, 64, 86, 92, 142, 206, 238, 297; ins Ectoderm verlagert 38, 39, 41, 75, 117, 130, 146, 151, 168, 214, 218, 274; angebliche E. 81; verirrte und abortive E. 26, 31, 48, 63, 80, 82, 90, 120, 121, 159—162, 195, 201, 206, 212, 297; s. Keimstätte und Wanderung der Keimzellen.
Entodermbecher, -kelch s. Entodermlamelle.
Entodermhöhlen ausgefüllt 46, 49, 137.
Entodermlamelle 2—4, 10, 36, 39, 42, 43, 46, 51, 69, 72, 76, 79, 84, 94, 178, 194, 195, 197, 199, 201, 205, 208, 210, 211, 216, 217, 225, 226, 229, 233, 240, 255—258, 264, 279, 289.
Entodermröhren s. Entodermschläuche.
Entodermschläuche der nicht medusoiden Keimträger 101, 104—109, 176, 180—182, 186, 187, 190, 192, 193, 207, 209, 215, 218, 227, 228, 272, 273, 276; ihre Zahl 176, 180, 186, 190, 199, 209, 215, 246, 271; homolog den Radialschläuchen 109, 187, 207, 215; Bedeutung für den Medusenbau 272, 273, 276.
Eucopella 78, 194, 195, 197, 200—202, 204, 264, 265, 271, 297.
Eudendrium racemosum und rameum 62—66, 68, 172, 211, 250, 259, 278, 281, 282, 295, 297, 300—202.
— andre Arten 63.
Exumbrellarepithel 94, 127, 198, 227, 233, s. Außenectoderm.

Fixierung von Bildungen 33, 144, 274, 280, 282, 302.
Formbedingungen 30—33, 143, 161, 193, 239, 276, 286, 296, 298.
Füllgewebe des Innenectoderms 74, 75, 92, 100, 101, 103, 117, 129, 146, 152, 153, 174, 218; des einfachen Ectoderms 152, 153, 162, 181; des Entoderms 138; des Glockenkerns 39, 44, 195, 247, 264.

Gallerte der Mantelhöhle 119, 135, 151, 154—156, 175, 176, 180, 182, 203, 219; der Umbrella 200.
Garveia 278.
Gefäßplatte 17, 18, s. Entodermlamelle.
Generationswechsel der Hydropolypen 304—307.
Geryonia 289.
Geschlechtsknospen der Thecaphora 205—217, 220—228; ihre Abstammung 209, 228, 268, 269, 287, 288, vgl. Keimsäcke.
Geschlechtsreife wechselt 37, 201.
Glockenhöhle (Subumbrellarhöhle) 13, 39, 44, 53, 195, 202, 218, 219, 234, 240, 247, 264, 275, 276.
Glockenkern 3, 5, 8, 13, 36, 39, 43, 44, 53, 69, 192, 193, 199, 202, 225, 227, 228, 232—234, 240, 246, 247, 254, 256—258, 261, 264—267, 271, 273—280, 290; Vergleich mit dem Innenectoderm 77, 78, 89, 109, 125—127, 149, 187, 188, 192, 193, 209, 218, 225, 227, 228, 256, 257, 273, 275—279; Abstammung 261, 266, 273, 276—278; Bedeutung für den Medusenbau 10, 265, 273; vgl. Füllgewebe des Glockenkerns.
Glockenkernmedusen 290.
Gonaden 53, 55, 57, 92, 142, 193, s. Ovarium, Spermarium.
Gonangium 111, 114, 122, 128, 135, 145, 150, 151, 157, 159, 162, 165, 167, 172, 175, 176, 179, 182, 189, 195, 205, 208, 211, 213, 230, 267; verglichen mit den Gonanthen der Athecata 125, 156, 157, 165, 284; vgl. Gonanth, Gonotheca.
Gonanth der Athecata 58—62, 64—68, 70—78, 82—96, 99—111, 278—282, 287; der Thecaphora 114—157, 162—189, 193—198, 205, 206, 213, 214, 230, 231, 245, 267, 268, 269, 287; ihre Verwandtschaft 125, 156, 157, 171, 284; Abstammung von Hydranthen 59, 62, 111, 114, 124, 125, 148, 171, 176, 257—260, 269, 281, 282, 302; Verwandlung in Hydranthen 111, 176.
Gonanthenknospen s. Geschlechtsknospen.
Gonophor 58, 111.
Gonophorenhülle 147, 148, 208.
Gonotheca 111, 125, 145, 150, 162, 165, 167, 171, 230, s. Gonangium.
Gonothyraea 198, 203, 210—229, 250, 256, 268, 271—275, 277, 280, 282, 293—297, 302, 303.
Grenzlamellen 11, 14, 18, 64, 65, 68,

72—75, 87, 91, 92, 100, 102, 115, 116, 141, 165, 173, 174, 180, 182, 183, 205—208, 218, 222, 243.

Halecium 122, 150, 152, 180, 185, 233, 256, 268, 269, 271—274, 277, 280, 295, 297.
— halecinum 171.
— tenellum 171—179, 185, 188, 197.
Hals der Gonanthen 115.
Halsröhre der Gonanthen 118.
Heterocordyle 68, 250, 259, 281.
Hoden s. Spermarium.
Homoidie 95, 144, 188, 197, 253, 254, 262.
Homologie 78, 93—95, 126, 250—254, 260, 262, 270, 286.
Hybocodon 3.
Hydra 249, 281, 305, 307.
Hydractinia 69—78, 109, 216, 218, 222, 227, 233, 250, 254—256, 259, 273, 278, 280, 293, 295—297, 303.
Hydranth 10, 59, 62, 108, 123—125, 136, 170, 173, 178, 187, 192, 193, 198, 260, 266, 281, 282, 307.
Hydromedusen 5—58, 193—204, 229—248, Ursprung der H. 68, 260, 263, 265, 266, 269—271, 277—282, 298.
Hydropolypen s. Athecata, Thecaphora.
Hydrorhiza 195, 200.
Hypostom 260, 261, 266, 289—291.

Individualität, Wechsel der I. der Keimträger 270, 287—289.
Innenectoderm (Parectoderm) 71—78, 82—89, 95, 96, 99, 100, 102—109, 116, 125, 126, 129, 130, 146, 150—152, 163—166, 168, 181, 188, 190—193, 207, 209, 216, 218—220, 224—228, 233, 234, 273—280, 284—286; Ursprung des I. 104, 274, 279, 280, 288; Aushöhlung des I. 183, 191, 275, 280; Vergleich mit dem Glockenkern 77, 78, 89, 109, 125—127, 149, 192, 209, 216, 218, 227, 273, 275—280.
Instinkt 28—33, 134, 160, 162, 212, 239, 296—298.

Keimsack 115, 116, 118—127, 129—134, 136, 137, 143—157, 163, 164, 166, 168—170, 172—176, 178—192, 208, 256; innerer K. 133, 136, 164, 166, 169, 170; Herkunft des K. 124—126, 136, 148, 178, 257—260, 268, 269, 287; seine Verwandlung in eine Knospe 178, 180, 208, 287; s. Keimträger.
Keimstätte 20, 294—296, 300; ectodermal 21, 34, 35, 38, 42, 44—46, 48, 56, 57, 63, 67, 68, 82, 99, 103, 201, 202, 208, 223, 224, 240, 242—245, 294—296; entodermal 38, 41, 59, 60, 63, 71, 80, 81, 92, 93, 96, 113, 114, 129, 138—140, 142, 143, 145, 150, 151, 158, 159, 168, 171, 172, 179, 183, 200, 204—206, 210, 212, 220—222, 224, 237, 240, 242, 243, 294—296; in beiden Geschlechtern verschieden 38, 41, 42, 80, 82, 200, 201, 206, 208, 237, 240, 242, 294; zweifache K. 63, 82, 224, 245, 294, 303; s. Ei-, Samenzellen, Keimstätte-Verschiebung.
Keimstätte-Verschiebung 28, 29, 62, 143, 244, 254, 257—260, 292—304.
Keimträger 248—250, sessile K. der Thecaphora 267—278, der Athecata 278—283, 292.
Keimzellen s. Keimstätte, Ei-, Samenzellen.
Keimzone 20; Ausdehnung der Keimzone 48, 68, 71, 80, 90, 96, 139, 208, 223, 237, 293, 303; Verschiebung der K. 240—242, 302, 303.
Knospen 58, 59, 111, 122, 123, 126, 133, 147, 148, 169, 170; Ursprung der Geschlechtsknospen der Thecaphora 178, 180, 208, 268—270; s. Geschlechts-, Medusenknospen.
Knospenkern 5.
Knospungsprozeß 231.
Konvergenz s. Homoidie.
Korrelation 304.

Laomedea 194, 195.
Liriope 289.

Magen der Medusen 3, 46, 235.
Magenrinnen 7, 39, 43, 108, 182, 186, 187, 190, 199, 232, 266.
Mantel (Tunica) 117, 121, 137, 147, 153, 163, 164, 168, 174, 175, 177, 180, 189, 190, 195—199, 207, 208, 216, 220, 224, 231, 245.
Mantelhöhle 118, 151, 153, 156, 157, 164, 174, 175, 180, 189, 193, 195—199.
Mantelröhren 177, 190, 194, 196, 197, 201.
Manubrium 3, 13, 39, 40, 42, 55, 78, 94, 185, 194, 195, 211, 218, 227, 234—240, 247, 260, 261, 264—266; in Medusen fehlend 190—192, 201, 203, 204, 265, 271.
Margelopsis 291.
Meconidien 203, 210—212, 218—220, 226, 229.

Medusen s. Hydro-, Narco-, Trachomedusen, Trachylinen.
Medusenbau der Keimträger fehlt 61, 62, 65, 66, 68, 76—78, 89, 94, 95, 125, 126, 132, 148—150, 155, 146, 169, 174, 179, 185, 188, 189, 196, 197, 208, 209, 215—217, 226, 229, 250, 251, 256—260, 267—282; ist vorhanden 2—58, 109, 192, 193, 199, 230—247, 263—267, 270—273, 277—280.
Medusenglocke s. Umbrella.
Medusenknospen 265; der Athecata 2—58, 233, 234; der Thecaphora 193—203, 230—236, 238—240, 245—247.
Medusoid 46, 47, 50, 110.
Medusoidlamelle 69, s. Entodermlamelle.
Mesoderm 78, 126, 143.
Mund 19, 236, 260, 264—266.
Mundtentakel 19.
Muskeln 19, 91.

Nährzellen 47, 50, 58, 79, 91, 93, 99, 142, 145, 149, 210.
Narcomedusen 289—291.
Nematophoren 159.

Obelia 3, 198, 200, 229—245, 263, 264, 270—273, 276, 294, 296, 297.
— adelungi 240, 241, 245.
— dichotoma 229, 236, 237.
— flabellata 230.
— gelatinosa 239.
— geniculata 229, 237, 240—243, 293, 295.
— helgolandica 240, 241, 245.
— longissima 229, 234, 237—243, 293, 300, 302, 303.
— polystyla 239.
Ocellen 19.
Opercularella 250, 258.
Ovarium 23, 41, 45, 49, 50, 139, 154, 200, 219, 238, 239, 241—243.

Pachycordyle 229, 250, 256, 280.
Parallelreihen der Hydropolypen 280, 284.
Parasiten 81, 142.
Parectoderm s. Innenectoderm.
Parypha 51.
Pelagohydra 291, 292.
Pennaria 46—51, 250, 263, 293, 297, 303.
Periderm 15, 61, 67, 97, 125, 157, 165, 284.
Perigonimus 46, 47, 263.
Phylogenie der Geschlechtsindividuen 267—283; aller Hydropolypen 283—289.
Plumularia 127, 144—157, 165, 250, 256, 297.
— catharina 145.
— echinulata 145—150, 174, 185, 268, 270, 272—274, 293.
— fragilis 151.
— frutescens 148, 150, 151, 268.
— halecioides 145, 148.
— setacea 148, 150—157, 164, 170, 267, 269, 270, 274, 279, 281—284, 287.
Plumularidae 170, 172, 178, 179, 195, 256, 268, 270, 272, 273, 277, 288, 295.
Podocoryne 5—35, 44, 229, 237, 239, 263, 282, 295, 297, 300, 302, 304, 305.
Protohydra 281.
Pseudomeduse 229, 277.

Radialkanäle 17, 44, 194, 195, 197, 200, 211, 217, 220, 225, 229, 235, 239, 240, 258.
Radialschläuche 9, 36, 39, 43, 49, 53, 54, 109, 186, 187, 192, 193, 199, 209, 215, 216, 218, 227, 228, 232, 233, 235, 240, 245—247, 264—267, 271—273, 276, 278—280; ihre Bedeutung für den Medusenbau 10, 265, 272, 273.
Randwülste 15, 50, 54, 200, 240, 246, 247, 265.
Reifungsstätte 20, 96, 292, 297, 300; ectodermal 22, 38, 39, 41, 42, 45—48, 57, 68, 73, 75, 117, 130, 146, 151, 163—165, 168, 214, 218, 274, 297; entodermal 61, 64, 65, 86, 92, 142, 181, 201, 206, 238, 297.
Rhizogeton 111, 176.
Ringkanal 3, 16, 36, 44, 50, 194, 195, 200, 219, 235.
Rückbildung der Medusen 50, 54, 55, 202, 203, angebliche Rückbildung von Medusen 62, 65, 66, 68, 76—78, 89, 90, 93—95, 110, 111, 125, 132, 149, 156, 164, 169, 179, 189, 209, 228, 256—260, 268, 269, 275, 283; R. des Keimsacks 136, 143, 144, 156, 268.
Rückenseite der Gonangien und Gonanthen 116.

Samenzellen s. Spermatoblasten.
Scheitelplatte des Keimsacks 119, 151, 153, 154.
Sertularella 135—144, 156, 170, 250, 258, 280, 293, 295, 297, 301, 302.
Sertularia argentea 111—128, 170, 174, 216, 218, 222, 227, 233, 250, 256, 268, 273—275, 280, 293, 294, 297.

Sertularia pumila 111 ff.
Sertularidae 170, 172, 178, 179, 193, 256, 268, 270, 272, 273, 277, 288.
Siphonophoren 290, 291.
Solmundella 289.
Spadix der Medusenknospen 3, 13, 36, 46, 49, 53, 55, 234, 237, 239; angeblicher S. 66, 76, 78, 79, 85, 94, 97, 127, 128, 185—187, 210, 211, 216, 227, 256.
Spadixplatte 11, 24, 49, 53, 246.
Sperma 60,74, 162, 201, 226, s. Spermatoblasten.
Spermarium (Hoden) 33, 41, 42, 49, 50, 65, 69, 73, 74, 88, 93, 137—139, 173—175, 181, 190—193, 200, 211, 222, 223, 225, 226.
Spermatoblasten, Entstehung der S. 70, 71, 220, 221; ectodermal 33—35, 38, 42, 46, 48, 56, 59, 60, 82, 99, 103, 201, 211, 223, 224, 240, 242, 244, 274, 279; entodermal 71, 93, 138, 145, 150, 165, 172, 179, 208, 220, 221, 225; im Entoderm bleibend 65, 139, 173, 222; ins Ectoderm übertretend 72, 73, 165, 181, 190; zweifachen Ursprungs 220—224; abortive S. 182.
Stammesgeschichte s. Phylogenie.
Statolithenbläschen 200, 236.
Sterilität der Geschlechtsknospen 211—213, 220, 274.
Subumbrella 238—240, 289.
Subumbrellarepithel 13, 49, 53, 127, 192, 199—202, 234, 235.
Subumbrellarhöhle s. Glockenhöhle,
Subumbrellarzipfel 14, 19, 26, 32, 34—36, 38, 199, 233—235.
Syncoryne 2—4, 35—39, 93, 94, 229, 251, 263, 264, 279, 297, 300.
Systematik und Geschichte der Tiere 306.

Täniolen der sessilen Keimträger 108, 109, 181, 182, 186, 190, 198; der Hydranthen 10, 108, 186, 187, 192, 193, 198, 232, 266; der Medusenknospen 4, 7, 10, 39, 40, 43, 53, 57, 108, 109, 186, 198, 199, 232, 233, 235, 266; des Manubrium 19, 33, 40.
Teilungsprozeß 147, 270.
Tentakel 16, 40, 44, 55, 195, 200—203, 211, 219, 229, 236, 265.
Tentakelbläschen 236.
Tentakelplatte 216—220, 225, 226, 229, 256, 280.
Thamnocnidia 51.
Thecaphora 111—247, 267—278; Verwandtschaft mit den Athecata 125, 156, 282—289.
Trachomedusen 289, 290.
Trachylinen 289—291.
Tubularia mesembryanthemum 51—58, 110, 234, 250, 263, 264, 279, 289, 301.
— couthouyi 51.
— indivisa 54.
Tunica s. Mantel.

Umbrella (Medusenglocke) 20, 192, 197, 210, 211, 226—229, 257, 258, 260, 261, 265, 266, 291.
Umbrellarplatten 17—19, 36, 44, 199, 200, 235, 247.
Urkeimzellen 21, 56, 59, 60, 70, 114, 210, 243, 254, 293—295.

Velum 15, 16, 18, 36, 37, 40, 55, 200, 234, 236, 240, 247, 261.
Verwandtschaft der Hydropolypen s. Athecata, Thecaphora.
Verwandtschaft und Homologie 288.

Wanderung der Keimzellen 20—33, 35, 38, 41, 49, 61, 64, 65, 67, 71—73, 84, 86, 99, 113, 117, 129, 130, 134, 145, 151, 159—162, 165, 168, 173, 175, 181, 200, 213, 214, 231, 237—241, 260, 296—303.

Zweckmäßigkeit 161.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Podocoryne carnea

1

16

18

Podocoryne carnea.

mg

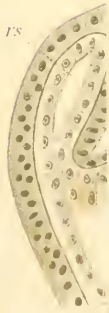
vs

vs

Podocoryna carnea

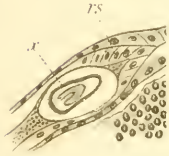
Syncoryne sarsii Figg. 64–71 — Bougainvillea fruticosa Figg. 72–77 — Dendroclava dohrnii Figg. 78–84 — Pennaria cavolinii Figg. 85–93.

FS

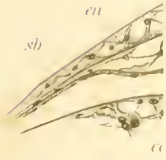

FS

[illegible] Figg. [illegible] Lubularia mesembryanthemum Figg. 97 110 Corydendrium parasiticum Figg. 111 116

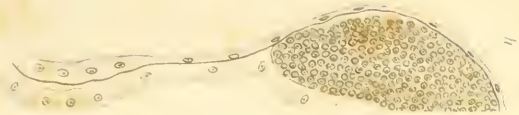
rs
ae
sb


rs
x

ae
sb
h


en
sb

Eudendrium ramosum Figg. 117-120 — E. racemosum Fig. 121 — Dicoryne conferta Figg. 122-127 — Hydractinia echinata Figg. 128-140

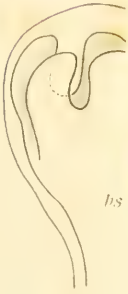


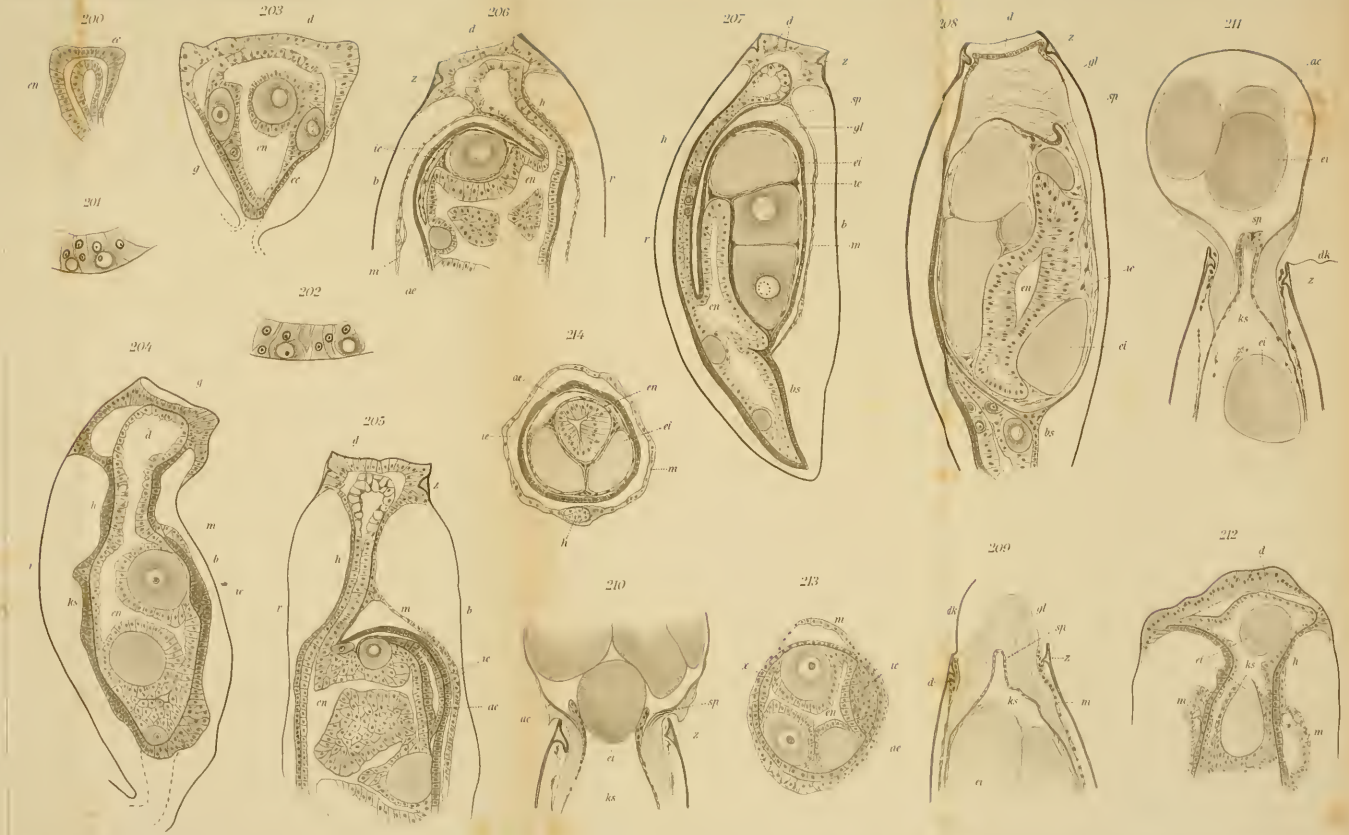
Coryne pusilla Figg. 141–147 *Clava multicornis* Figg. 148–176.

Cordylophora lacustris.

177

188

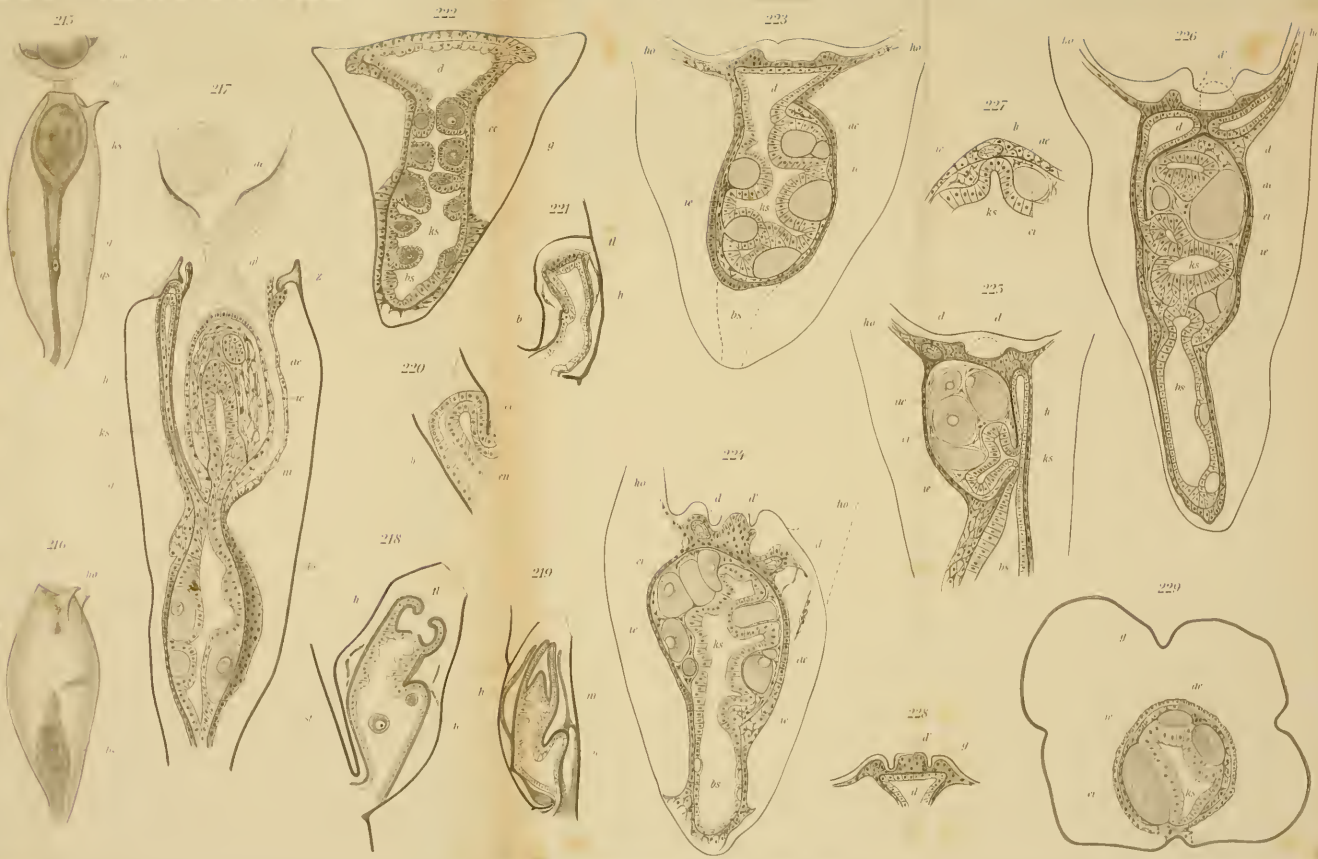




Sertularia argentea

cm

r
ks



Sertularia argentea Figg 215-221 Diphasia fallax Figg 222-229

Sertularella polyzonias Figg 230-240 — *Plumularia setacea* Figg 241-248

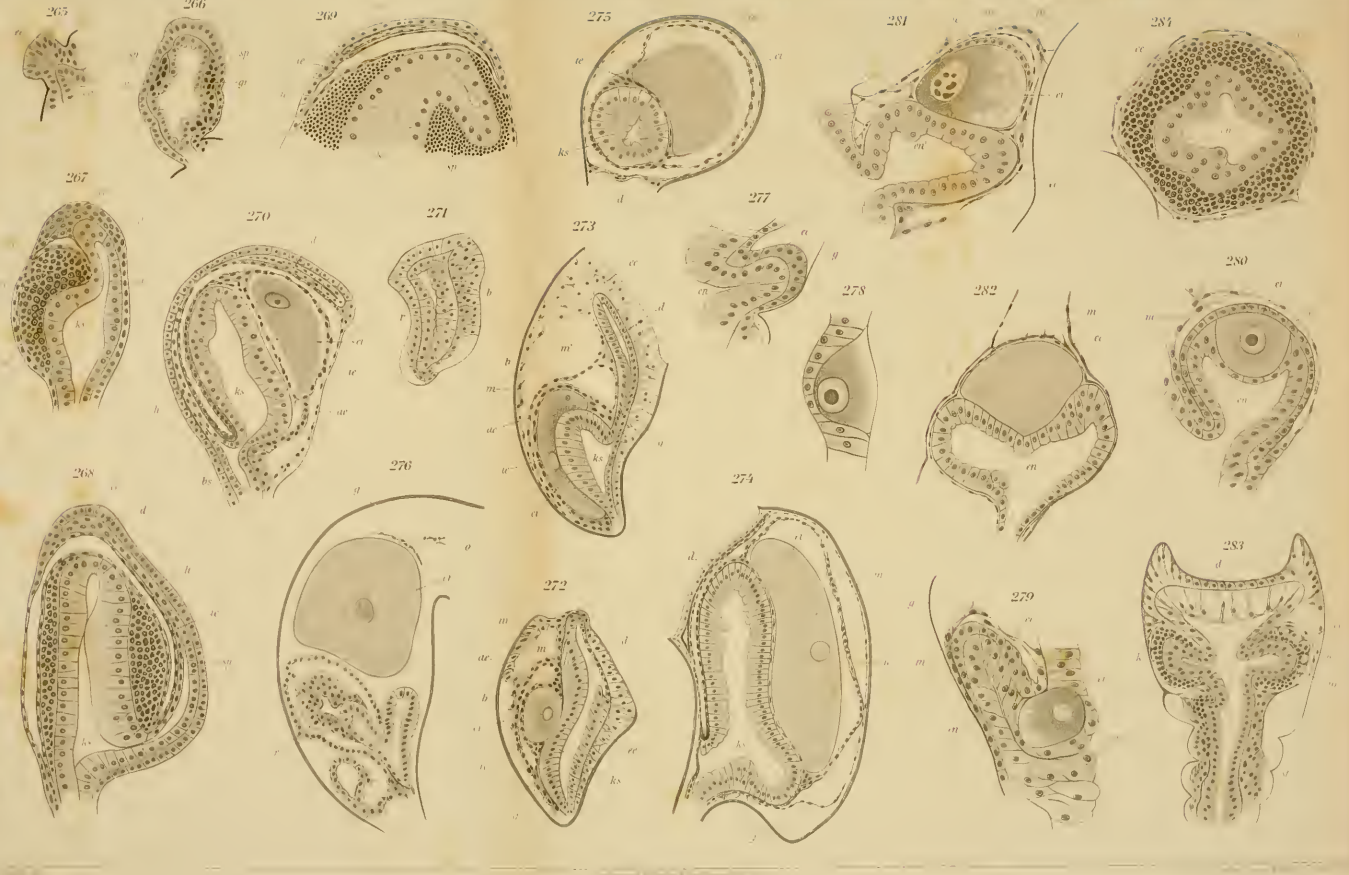
a

ks

ks

Plumularia echinulata Figg. 249-256. P. frutescens Fig. 257. P. halecioides Fig. 258. Aglaophenia myriophyllum Figg. 259-264.

cc
m
ks
cc
sp
x
h
bs



Aglaophenia pluma Figg. 265 269 — A. helleri Fig. 270 — Antennularia ramosa Figg. 271-276 — Campanularia flexuosa Figg. 277-284.

265

267

268

Halecium tenellum Figg. 285–293. *Campanularia verticillata* Figg. 294–304.

g

g

ks
m

Campanularia verticillata Figg. 305. 306. – C. hincksi Figg. 307–312. – C. calyculata Figg. 313–325.

303
g
h
en
m
ac
en
a

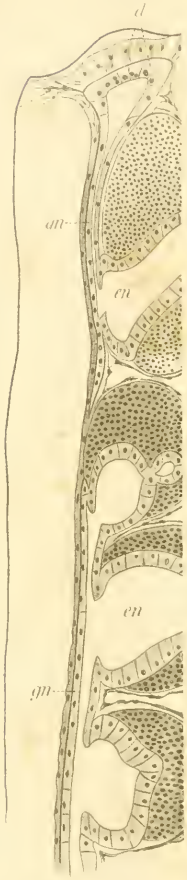
Gonotyraea loveni

cir

m
ac
tp
c
ic
m
ac
b
ic
tp
ic
ac
a
tp
m

Gonothyraea loveni Fig. 346 Obelia geniculata Figg. 347-363 Olongissima Figg. 364-367

346

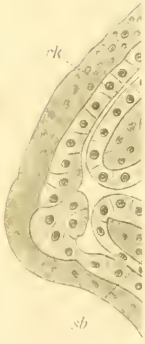


364

Obelia dichotoma Fig. 368 O. geniculata Figg. 369-374 O. longissima Figg. 375-378 Clytia johnstoni Figg. 379-390

368

369



VERGLEICHENDE
ENTWICKLUNGSGESCHICHTE
DER
GESCHLECHTSINDIVIDUEN
DER
HYDROPOLYPEN

VON

A. GOETTE

MIT 18 TAFELN

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1907

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in **Leipzig.**

Lehrbuch der Zoologie

von

Dr. **Alexander Goette,**

ord. Professor der Zoologie an der Universität Straßburg i. E.

Mit 512 Abbildungen im Text.

XII u. 504 S. 8. Geheftet Mk. 12.—. In Leinen geb. Mk. 13.—.

Schriften von Wilhelm Roux.

Der Kampf der Theile im Organismus.

Ein Beitrag zur
Vervollständigung der mechanischen Zweckmäßigkeitslehre.

gr. 8. ℳ 4.—.

Über die

Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo.

Eine biologische Untersuchung.

Mit einer Tafel. gr. 8. ℳ 1.—.

Über die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren.

Eine hypothetische Erörterung.

gr. 8. ℳ —.60.

Gesammelte Abhandlungen
über

Entwicklungsmechanik der Organismen.

Zwei Bände. gr. 8. Geheftet ℳ 48.—; in Halbfranz gebunden ℳ 53.—.

Erster Band: Abhandlung I–XII, vorwiegend über funktionelle Anpassung. Mit 3 Tafeln und 26 Textfiguren.

Zweiter Band: Abhandlung XIII—XXXIII, über Entwicklungsmechanik des Embryo. Mit 7 Tafeln und 7 Textfiguren.

Programm und Forschungsmethoden
der

Entwicklungsmechanik der Organismen

leichtverständlich dargestellt.

gr. 8. ℳ 3.—.

Schriften von Hans Driesch.

Die Biologie
als
selbständige Grundwissenschaft.
Eine kritische Studie.

8. ℳ 1.20.

Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge.
Ein Beweis vitalistischen Geschehens.

Mit 3 Figuren im Text. gr. 8. ℳ 2.40.

(Sonderdruck aus: »Archiv für Entwickelungsmechanik« VIII. Band, 1. Heft.)

Analytische Theorie der organischen Entwicklung.

Mit 8 Textfiguren. 8. ℳ 3.—.

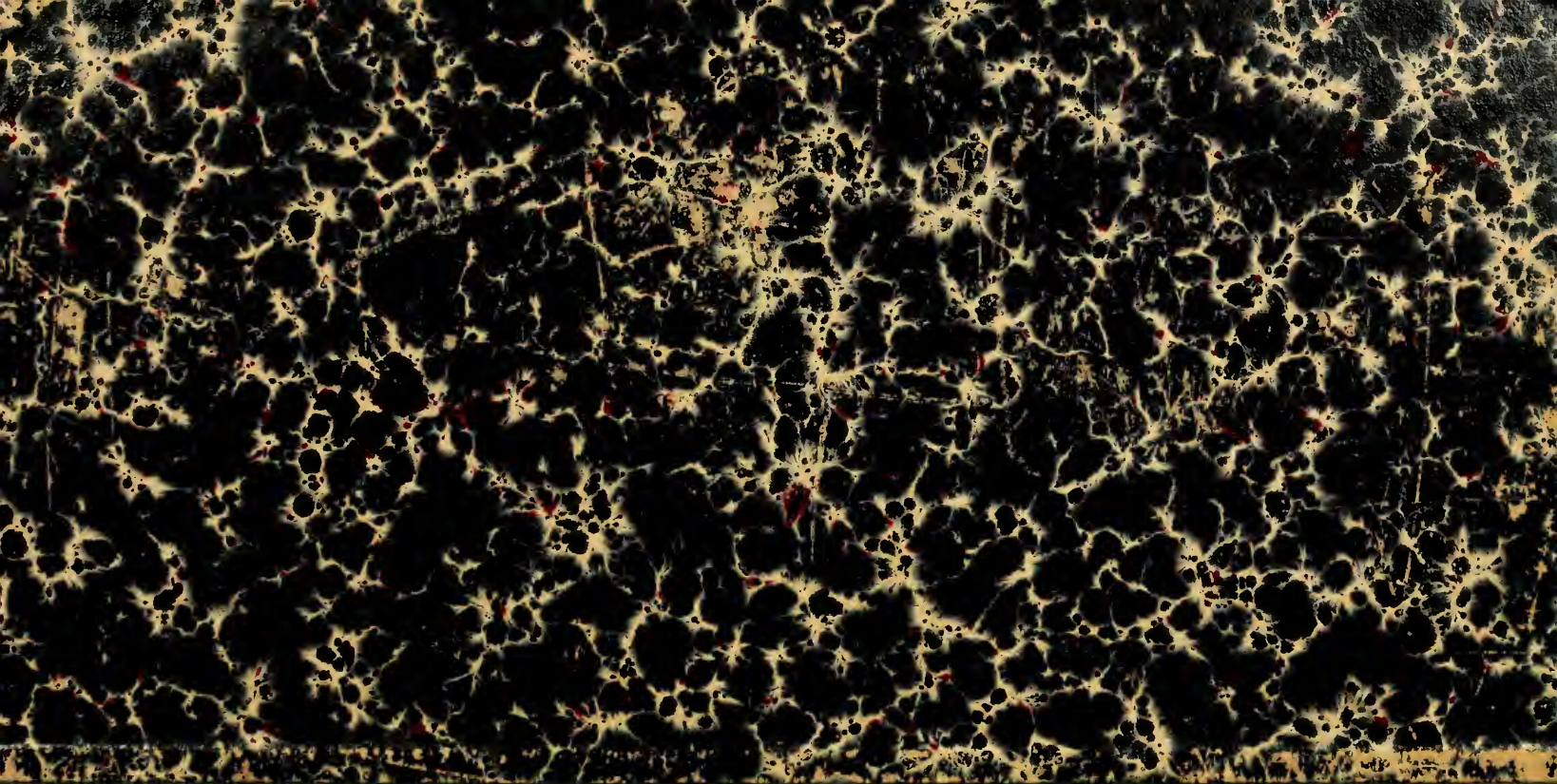
Die organischen Regulationen.
Vorbereitungen zu einer Theorie des Lebens.

Mit einer Figur im Text. gr. 8. ℳ 3.40.

Die „Seele“ als elementarer Naturfaktor.
Studien über die Bewegungen der Organismen.

gr. 8. ℳ 1.60.

Naturbegriffe und Natururteile.
Analytische Untersuchungen zur reinen und empirischen Naturwissenschaft.

gr. 8. ℳ 4.—.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig